

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**FLUCTUATIONS CLIMATIQUES HIVERNALES ET
VARIATIONS JOURNALIÈRES DE CONDITION
NUTRITIONNELLE MESURÉES PAR MÉTABOLITES
PLASMATIQUES CHEZ LA MÉSANGE À TÊTE NOIRE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© CLÉMENT MANDIN

Avril 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Pierre Blier, président du jury, Université du Québec à Rimouski

François Vézina, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Christopher Guglielmo, examinateur externe, University of Western Ontario

Dépôt initial le 22 Septembre 2011

Dépôt final le 10 avril 2012

REMERCIEMENTS

Merci à toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail. Yves Turcotte, pour sa gentillesse et ses qualités de formateur de terrain. Jonathan Coudé pour avoir mis à ma disposition toute sorte de matériel. Pierre Rioux pour ses conseils en chimie, pour m'avoir fait découvrir les joies du laboratoire et pour son bureau, auquel le mien voulait ressembler. Merci à Christian Nozais pour m'avoir prêté son spectrophotomètre et son labo flambant neuf. Merci à Danie Massé et Pauline Dubé pour leur gentillesse, leur sourire et leur capacité à rendre toute la logistique que demande le terrain beaucoup plus facile. Merci à François Truchon qui m'a transmis les données météo et a gardé les tours en bon état. Merci à Joël Bety et Pierre Blier d'avoir accepté de faire partie du jury lors de la présentation de mon devis et de m'avoir conseillé pour la suite de ma maîtrise. Un grand merci à Alain Caron, pour sa gentillesse, sa patience, son calme légendaire, ainsi que pour m'avoir initié aux statistiques et conseillé tout au long de mon travail. Merci à Christopher Guglielmo pour son attention face à mon projet et pour ses conseils pertinents. Merci à toutes les personnes qui ont participé à mon projet sur le terrain ou en laboratoire et en particulier à Jonathan Brassard, Philip Bertrand, Jean-François Lamarre, Stéphane Lussier et Josée-Anne Othis.

Merci à mes deux collègues de terrain, de bureau, de galère, de bonheur et de fous rires : Agnès Lewden et Magali Petit. Merci pour leurs conseils, leur aide, leurs bonbons Haribo© et leur bonne humeur. Enfin, merci à François pour avoir fait confiance à un maudit Français pas toujours sûr de lui, pour sa supervision et son encadrement de grande qualité, pour sa disponibilité incroyable, pour cette belle image qu'il m'a donné de la recherche et du travail collectif dans la bonne humeur et le plaisir, et enfin pour m'avoir ouvert les yeux sur la futilité du mot « ramequin » qui cache un terme bien plus vrai, bien plus adéquat : Tsi Plô.

RÉSUMÉ

Les triglycérides (TRIG) et le β -hydroxybutyrate (BUTY) sont utilisés comme indices de condition nutritionnelle chez les oiseaux migrateurs en période d'engraissement et peuvent nous renseigner sur la vitesse individuelle de gain de masse. Parce que les oiseaux résidents (non-migrateurs) passant l'hiver sous des latitudes nordiques s'engraissent aussi de manière journalière pour supporter le jeûne nocturne, les métabolites sanguins pourraient s'avérer des outils pertinents pour mesurer la performance individuelle d'acquisition de réserves énergétiques. Cependant, le patron journalier des niveaux de métabolites varie en fonction de l'espèce et peut être affecté par les variations climatiques hivernales. Nous avons étudié les variations journalières de TRIG et BUTY entre le lever et le coucher du soleil durant un hiver complet chez la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) et avons investigué comment les variations à court terme (jusqu'à 7 jours) de 5 paramètres climatiques (température, humidité, pression barométrique, radiation solaire et vitesse du vent) pouvaient affecter ces niveaux plasmatiques. En contraste avec la masse corporelle, TRIG augmente non linéairement pendant la journée, présentant un accroissement rapide le matin et atteignant un plateau durant l'après-midi alors que BUTY ne présente aucun patron particulier. Nos données suggèrent que l'effet des variations climatiques sur la condition est marginal. En effet, TRIG variait indépendamment des conditions climatiques alors que ces mêmes variables expliquaient au plus 3% de la variation de BUTY. Ce faible effet pourrait être expliqué par une réponse comportementale de la mésange face aux variations climatiques qui permettrait d'en limiter les effets sur son budget énergétique. Les niveaux de métabolites variaient également en fonction de l'heure de capture et de la variation saisonnière de la durée du jour, montrant un engraissement plus rapide au pic de l'hiver. De plus, le niveau de BUTY était significativement différent entre deux sites de capture, suggérant que ce marqueur pourrait refléter la qualité des caches nocturnes en matière d'isolation thermique. Des études sur l'impact de la qualité de ces caches ou sur l'effet des perturbations anthropiques sur les niveaux de métabolites sanguins pourraient valider l'utilisation de ces marqueurs en biologie, en gestion de la faune et en conservation.

Mots clés : Métabolites sanguins ; hiver ; taux d'engraissement ; climat ; condition nutritionnelle ; passereaux résidents.

ABSTRACT

Plasma metabolites triglycerides (TRIG) and β -hydroxybutyrate (BUTY) are used as indexes of nutritional condition in migrating birds during refueling and can provide a measure of individual fattening rate. Because non-migratory birds wintering at northern latitudes also fatten up on a daily basis to support their nighttime fast, blood metabolites could provide a useful tool to measure individual performance in energy acquisition. However, the daily pattern of metabolite change may differ between species and can be affected by winter climate variations. We studied daily variation in TRIG and BUTY from sunrise to sunset over a complete winter in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*) and investigated how short-term variation (up to 7 days) in five climate parameters (temperature, humidity, barometric pressure, solar radiation and wind speed) may affect their plasma levels. In contrast with body mass, TRIG increased non-linearly during the day, with a rapid increase in the morning that leveled off in the afternoon while BUTY did not change significantly. Climate variations did not affect TRIG levels and had a significant but marginal effect on BUTY, explaining at best 3% of the variation. This minor effect could be explained by a behavioral response of black-capped chickadees to climate variations that would limit the effect of adverse weather on its energy budget. Metabolites rather varied with sampling time and the seasonal change in day length, suggesting faster fattening rates in mid-winter. BUTY differed significantly between capture sites, suggesting that this marker could reflect roost site quality as a shelter against heat loss. Studies on the effects of roost site quality or human disturbance on the levels of blood metabolites could validate the use of these markers in wildlife management and conservation.

Keywords : Blood metabolites; winter; fattening rate; climate; nutritional condition ; resident passerines.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	VII
RESUME	IX
ABSTRACT	XI
TABLE DES MATIERES	XIII
LISTE DES ABREVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	XV
INTRODUCTION GENERALE	1
Hypothèse et objectif 1	12
Hypothèse et objectif 2	12
CHAPITRE 1 VARIATION JOURNALIERE DES MARQUEURS DE CONDITION NUTRITIONNELLE ET EFFET DES FLUCTUATIONS CLIMATIQUES A COURT TERME CHEZ LA MESANGE A TETE NOIRE (<i>POECILE ATRICAPILLUS</i>)	15
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	15
1.2 DAILY VARIATION IN MARKERS OF NUTRITIONAL CONDITION AND EFFECTS OF SHORT-TERM CLIMATE FLUCTUATIONS IN WINTERING BLACK-CAPPED CHICKADEE (<i>POECILE ATRICAPILLUS</i>)	17
CHAPITRE 2 CONCLUSION	49
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	55

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

BUTY β -hydroxybutyrate.

TRIG Triglycérides.

INTRODUCTION GENERALE

ACTION DE L'ENVIRONNEMENT SUR LES ORGANISMES VIVANTS

Les contraintes environnementales jouent un rôle prépondérant dans l'histoire de vie des animaux en agissant sur l'expression de certains de leurs traits, qu'ils soient morphologiques, physiologiques ou comportementaux (Ricklefs, 1991). Dans les premières étapes du développement d'un animal, ces contraintes influencent l'expression du génotype, codant pour un phénotype juvénile. L'environnement va ensuite modeler ce phénotype juvénile, tout au long de la croissance de l'individu, jusqu'à la totale mise en place de son phénotype adulte qui va lui-même exprimer une certaine flexibilité pour pourvoir à ses exigences biologiques au sein d'un environnement parfois imprévisible et changeant. Une fois le phénotype adulte atteint, cette flexibilité phénotypique permet aux individus de répondre physiologiquement et de manière comportementale à leur environnement, définissant alors leur éthotype (Ricklefs, 1991; Piersma, 2002, Piersma & vanGils 2011).

CONTRAINTES HIVERNALES RENCONTRÉES PAR LES OISEAUX RÉSIDENTS (NON-MIGRATEURS)

Les espèces d'oiseaux de petite taille résidant à l'année dans le nord de l'Amérique doivent faire face à un environnement caractérisé par une amplitude de variation climatique importante (Olson & Grubb, 2007). En effet, au début de l'hiver sous de hautes latitudes, la durée du jour diminue et les températures chutent (Cooper & Swanson, 1994; Smith, 1997; Wilson, 2001; Olson & Grubb, 2007). Parce que ces oiseaux ne se nourrissent pas pendant la nuit, la diminution de la durée du jour implique une réduction du temps disponible pour accumuler les réserves endogènes indispensables au jeûne nocturne (Blem, 1976) qui, lui,

se trouve allongé. La chute des températures représente pour ces oiseaux un défi énergétique additionnel en termes de thermorégulation (Cooper & Swanson, 1994; Cooper & Sonsthagen, 2007) parce qu'elle amplifie les pertes de chaleur déjà importantes en raison de leur petite taille (Calder 1984; Olson & Grubb, 2007). Par exemple, en Alaska, la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) doit maintenir sa température corporelle (environ 40°C) dans un environnement où la température peut atteindre -50°C en hiver, générant ainsi un gradient de 90°C entre l'intérieur et l'extérieur du corps de cet animal d'à peine 12g (Sharbaugh, 2001; Olson & Grubb, 2007). Dans les régions nordiques, la neige et la glace persistent plusieurs mois consécutifs et ajoutent à la contrainte énergétique hivernale en réduisant l'accessibilité à la nourriture (Turcotte & Desrochers, 2008) ce qui entraîne des dépenses énergétiques plus importantes pour maintenir l'apport en nutriments. Pour certaines espèces qui se nourrissent principalement au sol, les dépenses additionnelles associées à l'effort d'alimentation ne sont parfois pas contrebalancées par l'apport alimentaire. C'est le cas de la mésange bicolore (*Baeolophus bicolor*) pour laquelle la présence de neige et de glace peut limiter l'accès à la ressource et affecter la survie (Doherty & Grubb, 2002).

ÉVALUER LA CONDITION PHYSIOLOGIQUE DES OISEAUX

Pour évaluer l'effet des contraintes environnementales sur les oiseaux, on utilise généralement des indices de condition basés sur des critères morphologiques et physiologiques. Cependant, cette notion de condition reste assez floue car elle peut comprendre différents aspects de la physiologie des animaux. Par exemple, la quantité relative de lymphocytes dans le sang est utilisée comme un indice de condition immunologique (Maxwell, 1993) alors que la vitesse de repousse des plumes est considérée comme reflétant l'état nutritionnel d'un individu (Doucet, 2004). L'hématocrite (pourcentage relatif d'hématocytes circulant dans le sang par rapport au volume total de sang) refléterait la capacité de transport de l'oxygène (Hatch & Smith, 2010; Cuervo et al., 2006) et la corticostérone, qui est une hormone de réponse au stress (Lucas et al., 2006), ou

encore les ROS (reactive oxygen species en anglais), qui sont des indicateurs du stress oxydatif (Costantini, 2008; Cohen et al., 2007), démontreraient l'effet physiologique de contraintes environnementales.

CONDITION NUTRITIONNELLE

La condition nutritionnelle peut être définie comme une mesure de la disponibilité des ressources endogènes pour supporter les besoins nutritionnels et énergétiques (Gosler, 1996; Schulte-Hostedde et al., 2001; Peig & Green, 2009; Krebs & Singleton, 1993). Les oiseaux stockent leur énergie principalement sous forme de lipides représentés en majorité par les triglycérides (Blem, 1976; Spengler et al., 1995; Schulte-Hostedde et al., 2001; Koolman & Roehm, 2005). Chez les espèces résidentes de petite taille, en hiver, la production nocturne de chaleur consomme la majeure partie des réserves énergétiques accumulées pendant le jour (Blem, 1976). Ce phénomène entraîne une variation cyclique journalière de la masse corporelle marquée par un gain durant le jour et une perte pendant la nuit (Lehikoinen, 1987; Lilliendahl, 2002). On observe également une variation saisonnière de la masse moyenne chez ces oiseaux, due à une augmentation des demandes énergétiques imposée par le climat hivernal qui est compensé par des masses au soir et au matin plus élevées (Lehikoinen, 1987). Parce que la condition nutritionnelle individuelle a des conséquences sur la reproduction et la survie (Newton, 1993; Anteau & Afton, 2004; Norris, 2005; Norris & Marra, 2007; Harrison et al. 2011), cet indicateur est considéré comme un déterminant important du fitness des animaux et est, conséquemment, une mesure d'un grand intérêt pour les écologistes (Strong & Sherry, 2000; Green, 2001; Peig & Green, 2009; Neto & Gosler, 2009). La condition nutritionnelle est donc un concept pertinent pour comprendre les stratégies de gestion de l'énergie chez les passereaux résidents qui passent l'hiver dans les régions nordiques. Cependant, parce que la quantité de lipides stockés varie au cours de la journée et de la saison (Blem, 1976; Lehikoinen, 1987), la condition nutritionnelle individuelle, par définition, varie également dans le temps et peut être affectée par de nombreux facteurs tels que la disponibilité en nourriture

(Karpouzos et al., 2005), le régime alimentaire (Seaman et al., 2005; Cerasale & Guglielmo, 2006), la qualité de l'habitat (Owen et al., 2005; Seaman et al., 2006), le stress dû à des événements tels que la reproduction (Neto & Gosler, 2009) ou encore le taux de prédation (Cresswell, 2003).

La condition nutritionnelle nous informe donc sur les variations fines de l'état physiologique des individus. Cependant, si beaucoup d'indices ont été conçus dans le but de quantifier les réserves énergétiques des oiseaux, peu d'entre eux font l'unanimité (Johnson et al., 1985; Green, 2001; Schamber et al., 2009). Parmi les techniques de quantification des réserves, on trouve des méthodes destructives consistant à mesurer la quantité réelle de lipides par dissection (Johnson et al., 1985; Schulte-Hostedde et al., 2001) et des méthodes non destructives basées sur l'estimation de la quantité de lipides à l'aide d'indices variés. Ces dernières ont l'avantage de ne pas tuer l'animal (Kaiser, 1993; Williams et al., 1999; Salewski et al., 2009) et peuvent s'avérer intéressantes dans le cadre d'études visant à mesurer les variations individuelles de condition car elles permettent la recapture.

INDICES MORPHOMÉTRIQUES DE CONDITION NUTRITIONNELLE

Parmi les méthodes non destructives, on trouve les indices morphométriques de condition nutritionnelle, fondés sur la mesure de caractéristiques physiques des individus. La masse des oiseaux variant surtout avec les réserves lipidiques (Chaplin, 1974), la majorité des méthodes non destructives utilisent comme indice de condition la masse corporelle corrigée par une mesure linéaire de la taille du corps, telle que la longueur du tarse ou de l'aile (Spengler et al., 1995; Green, 2001). Parce que la taille structurelle ne varie pas, les changements individuels de condition nutritionnelle basés sur cet indice renseignent en principe sur les variations de taille des réserves lipidiques. Cependant, cette approche peut être influencée par plusieurs biais liés à la prise de mesures (usure des plumes, différences entre observateurs, Yezerinac & Handford 1992) et suppose que la

partie non lipidique de la masse (taille des muscles, des organes internes) ne change pas. Or, chez certaines espèces, incluant les oiseaux résidents (Zheng et al. 2008; Maldonado et al. 2009), des variations saisonnières de masse maigre ont été observées (Scott et al. 1996; Bairlein, 2002), ce qui pourrait biaiser cette approche pour les études à long terme. Une autre méthode non destructive consiste à catégoriser visuellement la taille des réserves lipidiques visibles par transparence sur la face ventrale des oiseaux, sous forme d'un indice de gras (Helms & Drury, 1960; Kaiser, 1993; Turcotte & Desrochers, 2008; Salewski et al., 2009). Bien que cette approche soit basée exclusivement sur l'estimation de la taille des réserves, elle reste néanmoins affectée par un certain niveau de subjectivité et n'offre que peu de précision (Krementz & Pendleton, 1990).

L'intérêt des indices morphométriques de condition nutritionnelle réside dans le fait qu'ils sont simples à utiliser et qu'ils sont peu onéreux à mettre en œuvre. Cependant, ils ne nous renseignent que sur la condition de l'animal au moment de la capture et n'offrent aucun renseignement sur l'état dynamique de cette condition, ce qui peut poser problème dans certains cas. Par exemple, la condition peut être estimée identique chez deux individus au moment de la capture, nous menant à penser qu'ils sont dans un même état nutritionnel. Pourtant, les courbes de gain de masse de ces deux oiseaux peuvent en réalité présenter des pentes totalement différentes, voire inverses, dénotant une différence de taux d'engraissement et donc de performance physiologique, ce que les indices morphométriques tels que le ratio masse/taille ou encore l'indice de gras ne permettent pas de détecter (Williams et al., 1999). Pour connaître la variation temporelle de la condition nutritionnelle d'un individu, cette technique nécessite plusieurs mesures et donc plusieurs recaptures qui ne sont pas toujours aisées à obtenir en milieu naturel. Certaines techniques ont cependant été développées pour résoudre ce problème. Par exemple, un perchoir relié à une balance électronique permet de peser plusieurs fois dans la même journée un oiseau en liberté, sans nécessiter de multiples captures (Vézina et al., 2001). Cependant, cette technique nécessite une mesure structurale des oiseaux pour calculer le ratio masse/taille et n'est donc applicable qu'aux individus capturés au moins une fois. De plus, cette méthode

peut être difficile à mettre en œuvre, spécialement durant l'hiver, car elle nécessite l'utilisation d'appareils électroniques qui ne réagissent pas bien au froid.

INDICES PHYSIOLOGIQUES DE CONDITION

Plus récemment, des indices physiologiques basés sur l'évaluation de l'état nutritionnel à l'aide de marqueurs sanguins ont fait leur apparition. Il existe plusieurs indicateurs plasmatiques (métabolites) mesurables dans le sang comme l'acide urique, le glucose, les acides gras libres, les triglycérides ou encore le β -hydroxybutyrate qui renseignent sur différents aspects des fonctions physiologiques qui sous-tendent la condition nutritionnelle d'un animal. Plusieurs études utilisent des indicateurs impliqués dans le métabolisme lipidique pour mesurer la condition nutritionnelle individuelle des oiseaux (Williams et al., 1999; Guglielmo et al., 2002; Owen et al., 2005; McGuire et al., 2009). Ces indices plasmatiques, bien qu'ils soient plus onéreux à mettre en œuvre que les indices morphométriques et qu'ils demandent un délai d'analyse, ont l'avantage de nous renseigner sur le taux de changement de masse (vitesse de gain ou perte de réserves) et ainsi de nous informer sur les fluctuations des réserves énergétiques individuelles dans le temps pour des oiseaux capturés une seule fois (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Williams et al., 1999; Guglielmo et al., 2002; Owen et al., 2005; Seaman et al., 2006). Cette technique a été validée à plusieurs reprises chez différentes espèces de limicoles et de passereaux migrateurs (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Seaman et al., 2005; Seaman et al., 2006; Zajac et al., 2006; Williams et al., 2007; Dietz et al., 2009). Cette approche représente donc un avantage considérable sur les indices morphométriques puisqu'elle donne de l'information sur la dynamique et la direction du changement de condition nutritionnelle au cours du temps (Williams et al., 1999).

TRIGLYCERIDES ET β -HYDROXYBUTYRATE

Parmi les métabolites plasmiqes, les triglycérides (TRIG) et le β -hydroxybutyrate (BUTY) sont les plus utilisés en tant qu'indices de condition nutritionnelle. Les TRIG constituent la principale réserve énergétique des oiseaux (Blem, 1976; Spengler et al., 1995; Schulte-Hostedde et al., 2001; Koolman & Roehm, 2005). Lors de la digestion, les TRIG de la nourriture sont dégradés en acides gras et en glycérol dans le tractus digestif pour être absorbés. Puis, ils sont synthétisés à nouveau dans les cellules de l'épithélium intestinal pour être ensuite transportés par le sang jusqu'au foie qui va approvisionner les tissus adipeux et les muscles en lipides (Koolman & Roehm, 2005). Lors du jeûne, les réserves lipidiques sont dégradées en acides gras libres qui seront eux-mêmes convertis dans le foie en corps cétoniques dont fait partie le BUTY. Les corps cétoniques sont libérés dans le sang principalement pour remplacer les apports de glucose vers le cerveau qui ne possède aucune réserve énergétique (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Koolman & Roehm, 2005). Le métabolisme lipidique est donc intimement lié au métabolisme des glucides. Le niveau de TRIG est donc un indicateur de l'accumulation des lipides alors que celui de BUTY est un indicateur du catabolisme lipidique (Guglielmo et al., 2002) et leur quantification dans le sang nous renseigne sur l'état dynamique des réserves énergétiques. En effet, en période de gain de masse, le niveau sanguin de TRIG est élevé et celui de BUTY est faible contrairement à une période de jeûne pendant laquelle le niveau de BUTY augmente alors que celui de TRIG diminue (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Guglielmo et al., 2002; Seaman et al., 2006; Zajac et al., 2006; Dietz et al., 2009).

ÉTAT DES CONNAISSANCES CHEZ LES OISEAUX

Les indices physiologiques de condition nutritionnelle tels que les métabolites sanguins ont été beaucoup étudiés chez les oiseaux migrateurs (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Seaman et al., 2005; Seaman et al., 2006; Zajac et al., 2006; Williams et al., 2007; Dietz et al., 2009). Les métabolites tels que TRIG et BUTY nous permettent, entre autres, de

comprendre l'effet des contraintes associées à la migration de certaines espèces en étudiant l'évolution de leur condition nutritionnelle lors des haltes migratoires (Seaman et al., 2005; Smith & McWilliams, 2010). De manière générale, le niveau de TRIG augmente dans le temps au fur et à mesure que l'oiseau s'alimente, mais le patron ne semble pas être le même pour toutes les espèces. En effet, la paruline à tête noire (*Sylvia atricapilla*), le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et la paruline des jardins (*Sylvia robin*) voient leur niveau de TRIG augmenter rapidement le matin (Jenni & Jenni-Eiermann, 1996) et se stabiliser plus tard dans la journée alors que le gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*) présente une augmentation linéaire du niveau de TRIG durant toute la journée (Jenni-Eiermann & Jenni, 1997). Il en est de même pour le patron de BUTY dont le niveau décline rapidement quand l'oiseau commence à s'alimenter le matin. C'est le cas du rouge-gorge et de la paruline des jardins (Jenni & Jenni-Eiermann, 1996) alors que chez le bécasseau d'Alaska, le niveau de BUTY décline linéairement tout au long de la journée (Guglielmo et al. 2002). Ces différents résultats attestent du grand potentiel de la méthode mais soulignent le fait que les patrons semblent spécifiques aux espèces ou variables en fonction des études. Il est donc nécessaire de connaître les patrons de variation de TRIG et BUTY pour l'espèce et les conditions qui nous intéressent avant d'aller de l'avant dans la validation de la relation entre la perte ou le gain de masse et ces marqueurs sanguins.

Puisque les oiseaux résidents, en conditions hivernales, doivent accumuler des lipides sur une base journalière comme les migrants (bien que pour des raisons différentes), il est très probable que la méthode d'évaluation du taux de gain ou de perte de masse par la mesure de TRIG et de BUTY soit applicable à ces espèces, ce qui donnerait aux scientifiques un outil pour l'étude de la performance physiologique d'individus capturés une seule fois. Ces oiseaux accomplissent l'ensemble de leur cycle biologique dans une aire géographique restreinte et doivent faire face aux variations climatiques saisonnières (Olson & Grubb, 2007). Contrairement aux migrants, leur défi hivernal n'est pas d'accumuler assez d'énergie pour parcourir de longues distances, mais bien de survivre aux contraintes énergétiques imposées par leur environnement. Cependant, si le climat influence la physiologie et le comportement de certaines espèces de passereaux, comme la mésange

charbonnière (*Parus major*) qui modifie sa stratégie d'engraissement par période de grands froids (Krams et al., 2010), à ce jour, l'effet du climat sur les variations de métabolites plasmiques est encore peu connu (Swanson & Thomas 2007; Williams, 1999).

LE CLIMAT, UNE CONTRAINTE ENVIRONNEMENTALE

Les animaux ajustent leurs phénotypes en fonction des contraintes imposées par l'environnement (Piersma, 2002) et le climat fait parti de cet environnement. Les variations climatiques sont perceptibles à plusieurs échelles, que ce soit à l'échelle du microenvironnement de l'animal ou bien à l'échelle d'une région géographique (Ottersen et al., 2001). Si les modifications à court terme du climat peuvent affecter directement les organismes en impactant leur physiologie (thermorégulation, Swanson & Thomas, 2007; Olson et al., 2010), elles peuvent aussi avoir un effet indirect en modifiant la relation entre les individus et l'environnement abiotique (accès à la nourriture, Doherty & Grubb, 2002).

Une seule étude s'est intéressée à l'impact du climat sur les variations de métabolites sanguins chez les oiseaux résidents en hiver. Swanson et Thomas (2007) ont étudié les fluctuations de taux de TRIG pendant le gain de masse journalier chez le junco ardoisé (*Junco hyemalis*), le bruant hudsonien (*Spizella arborea*), le moineau domestique (*Passer domesticus*) et le chardonneret jaune (*Carduelis tristis*) et n'ont trouvé aucun effet de la température la nuit précédant la prise de sang. Cependant, parce que le climat est un composite d'éléments qui affectent les échanges de chaleur d'un animal avec son environnement et donc son budget énergétique, il est nécessaire d'étudier l'effet de l'ensemble de ces facteurs plutôt que de se limiter à la température ambiante.

La température corporelle d'un animal endotherme est affectée par les quatre voies de transfert de chaleur: la conduction, la convection, la radiation et l'évaporation (Schmidt-Nielsen, 2007). Ces transferts se font par conduction entre des corps physiques en contact, par convection dans les fluides (comme l'air), par radiation infrarouge lorsqu'il n'y a pas de contact physique entre les corps et, enfin, par évaporation de l'eau contenue dans

l'organisme (Schmidt-Nielsen, 2007). S'il est vrai que les variations à court ou moyen terme de température de l'air sont un facteur important dans la réponse métabolique (Swanson & Olmstead 1999, Swanson & Garland 2009, McKechnie & Swanson 2010), les conditions climatiques agissent également par le biais des autres processus de transfert de chaleur. Parce que les pertes de chaleur affectent les dépenses énergétiques, les conditions climatiques sont donc susceptibles d'altérer la condition nutritionnelle et ainsi d'impacter les niveaux de métabolites sanguins tels que TRIG ou BUTY. Par exemple, le vent affecte la thermorégulation en altérant la couche d'air réchauffée en surface du corps (Wolf et al., 2000), ce qui entraîne des pertes de chaleur par convection. Pour pallier à ces pertes de chaleur, la mésange à tête noire améliore son isolation en dressant ses plumes, (Smith, 1997). Lorsqu'ils sont puissants, les vents peuvent également compromettre le déplacement en affectant la capacité de vol. Conséquemment, la mésange de Caroline (*Poecile carolinensis*) et la mésange bicolore choisissent comme site de nourrissage les substrats les moins exposés quand les vents sont forts (Grubb, 1975; Grubb, 1977; Dolby & Grubb, 1999; Olson & Grubb, 2007). Les petits passereaux peuvent également tirer profit du rayonnement solaire pour réduire leurs coûts de thermorégulation grâce au gain de chaleur par radiation (Wolf et al., 2000), alors qu'un environnement humide entraîne une perte de chaleur par évaporation. Ce dernier point fait du taux d'humidité un facteur additionnel susceptible d'influencer les dépenses énergétiques des oiseaux (Grubb, 1975) et donc les niveaux de TRIG et BUTY.

Bien que n'agissant pas directement sur les échanges de chaleur, la pression atmosphérique est un autre élément important à considérer dans l'étude des relations entre le climat et le budget énergétique des oiseaux. En effet, les oiseaux ont un récepteur dans l'oreille moyenne (l'organe paratympanique ou organe de Vitali) capable de détecter de très subtils changements de pression barométrique (Von Bartheld, 1994). Cet organe leur permet de prévoir l'approche d'une tempête et ainsi d'adapter leur comportement en conséquence (Von Bartheld, 1994; S. M. Smith, 1997; Neeser & Von Bartheld, 2002; Shamoun-Baranes et al., 2006). Tous ces facteurs climatiques sont donc susceptibles d'influencer les dépenses énergétiques des petits passereaux hivernant dans les régions

nordiques. Ils sont en ce sens d'un intérêt certain pour comprendre l'impact du climat sur la physiologie des oiseaux résidents.

MODÈLE D'ÉTUDE: LA MÉSANGE A TÊTE NOIRE

La mésange à tête noire est un passereau résident d'une masse moyenne de 11g, dont l'aire de répartition s'étend dans une grande partie de l'Amérique du Nord (Sibley, 2006). Parce que non migrateur, cet oiseau doit faire face aux conditions climatiques hivernales de son aire de répartition. Dans le Nord de l'Amérique, l'hiver lui impose des conditions rigoureuses (réduction de la durée du jour, baisse des températures, tempêtes de neige) ce qui rend sa survie difficile (Cooper & Swanson, 1994; Wilson, 2001; Smith, 1997; Olson & Grubb, 2007; Brittingham & Temple, 1988). Cet oiseau présente un patron de gain de masse journalier typique des petits passereaux résidents, correspondant à une augmentation linéaire de masse durant la journée et à une chute durant la nuit (Turcotte & Desrochers, 2008). Ce gain de masse journalier est similaire à celui observable chez plusieurs espèces de passereaux en migration (Mandin & Vézina, soumis) ce qui laisse penser que le modèle mettant en relation les niveaux de métabolites sanguins et le gain de masse, validé pour les migrants, devrait fonctionner pour la mésange à tête noire. Cependant, compte tenu des différences entre les espèces et les études, il importe de déterminer le patron temporel de variation des marqueurs dans une première étape. De plus, de par la nature variable du climat hivernal, ce modèle se prête bien à l'étude de l'effet des paramètres climatiques sur les variations de marqueurs de condition nutritionnelle comme TRIG et BUTY.

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES DE TRAVAIL

Les métabolites sanguins impliqués dans le métabolisme lipidique sont susceptibles de représenter des outils utiles pour évaluer la gestion dynamique des réserves énergétiques chez les oiseaux résidents. La mésange à tête noire est un bon modèle pour étudier les

relations entre les adaptations physiologiques et le climat. Mais, sachant que les patrons journaliers de métabolites changent d'une espèce ou d'une étude à l'autre, il faut commencer par caractériser l'évolution des marqueurs dans le temps en fonction des variations de masse pour vérifier si ces patrons sont comparables à ceux rapportés chez les passereaux migrateurs durant l'engraissement (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Jenni & Jenni-Eiermann, 1996; Guglielmo et al., 2002; Cerasale & Guglielmo, 2006).

Hypothèse et objectif 1

Chez la mésange à tête noire en hiver, les métabolites plasmatiques varient au cours de la journée suivant un patron similaire à celui reporté pour les passereaux migrateurs. Déterminer la trajectoire de TRIG et BUTY dans le temps pendant l'engraissement journalier.

Prédictions 1

Sachant que l'engraissement journalier de la mésange à tête noire conduit à une croissance régulière et linéaire de sa masse corporelle (Turcotte & Desrochers, 2008), nous prédisons une augmentation linéaire de TRIG au cours de la journée telle qu'observée l'hiver chez d'autres passereaux résidents (Swanson & Thomas, 2007).

Parce que le niveau de BUTY décline rapidement dans les premières heures du jour chez plusieurs passereaux en migration (Jenni & Jenni-Eiermann, 1996; Jenni-Eiermann & Jenni, 1997), nous prédisons une baisse curviligne du niveau de BUTY au cours de la journée.

Hypothèse et objectif 2

Parce qu'ils affectent les transferts de chaleur, les paramètres climatiques ont une influence sur l'état nutritionnel des individus et devraient donc affecter TRIG et BUTY.

Déterminer l'effet potentiel des variations à court et moyen terme de paramètres climatiques sur les patrons de variation de TRIG et BUTY.

Prédictions 2

Sachant que les oiseaux utilisent les lipides comme carburant pour produire de la chaleur (McKechnie & Swanson 2010), nous prédisons que le niveau de TRIG sera négativement relié aux facteurs entraînant des pertes de chaleur comme l'humidité relative et la vitesse du vent. Au contraire, le niveau de TRIG sera positivement relié à la radiation solaire et à la température ambiante qui sont des facteurs limitant ou réduisant les pertes de chaleur. Nous supposons également que BUTY montrera un patron inverse à celui de TRIG pour chaque facteur climatique.

Étant donné qu'une chute de pression barométrique précède les tempêtes et que les oiseaux peuvent détecter cette variation de pression (Buttemer 1985; Neeser & Bartheld 2002), ces derniers devraient ajuster leur stratégie d'engraissement en prévision du changement de climat. Nous prédisons un niveau de TRIG élevé et un niveau de BUTY bas lorsque la pression barométrique est basse.

CHAPITRE 1
VARIATION JOURNALIERE DES MARQUEURS DE CONDITION
NUTRITIONNELLE ET EFFET DES FLUCTUATIONS CLIMATIQUES A
COURT TERME CHEZ LA MESANGE A TETE NOIRE (*POECILE*
***ATRICAPILLUS*)**

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Les triglycérides (TRIG) et le β -hydroxybutyrate (BUTY) sont utilisés comme indices de condition nutritionnelle chez les oiseaux migrateurs en période d'engraissement et peuvent nous renseigner sur la vitesse individuelle de gain de masse. Parce que les oiseaux résidents (non-migrateurs) passant l'hiver sous des latitudes nordiques s'engraissent aussi de manière journalière pour supporter le jeûne nocturne, les métabolites sanguins pourraient s'avérer des outils pertinents pour mesurer la performance individuelle d'acquisition de réserves énergétiques. Cependant, le patron journalier des niveaux de métabolites varie en fonction de l'espèce et peut être affecté par les variations climatiques hivernales. Nous avons étudié les variations journalières de TRIG et BUTY entre le lever et le coucher du soleil durant un hiver complet chez la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) et avons investigué comment les variations à court terme (jusqu'à 7 jours) de 5 paramètres climatiques (température, humidité, pression barométrique, radiation solaire et vitesse du vent) pouvaient affecter ces niveaux plasmatiques. En contraste avec la masse corporelle, TRIG augmente non linéairement pendant la journée, présentant un accroissement rapide le matin et atteignant un plateau durant l'après midi alors que BUTY ne présente aucun patron particulier. Les variations du climat n'ont pas affecté le niveau de TRIG et ont eu un effet significatif mais marginal sur le niveau de BUTY, expliquant au

mieux 3% de la variabilité. Les niveaux de métabolites ont varié en fonction de l'heure de capture et de la variation saisonnière de la durée du jour, suggérant un engraissement plus rapide au pic de l'hiver. Le niveau de BUTY était significativement différent entre deux sites de capture, suggérant que ce marqueur pourrait refléter la qualité des caches nocturnes en matière d'isolation thermique.

Cet article, intitulé « *Daily variation in markers of nutritional condition and effects of short-term climate fluctuations in wintering black-capped chickadee (Poecile atricapillus)* », fut rédigé par moi-même, en collaboration avec le professeur François Vézina. Ce manuscrit a été soumis au journal « Ibis » en décembre 2011. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut le développement du protocole expérimental, l'exécution du travail de terrain et des analyses de laboratoire ainsi que la rédaction de l'article. Le professeur Vézina, second auteur, a aidé au développement du protocole expérimental, à l'interprétation des résultats ainsi qu'à la révision de l'article. Les résultats présentés dans cet article ont été présentés lors du congrès annuel de la Société Québécoise pour l'étude biologique du comportement à Montréal Qc (Canada) en Novembre 2010 et lors du congrès annuel de la Society for Integrative and Comparative Biology à Salt Lake City U.T. (É.-U.) en Janvier 2011.

1.2 DAILY VARIATION IN MARKERS OF NUTRITIONAL CONDITION AND EFFECTS OF SHORT-TERM CLIMATE FLUCTUATIONS IN WINTERING BLACK-CAPPED CHICKADEE (*POECILE ATRICAPILLUS*)

Clément Mandin and François Vézina

Département de biologie, chimie et géographie, Groupe de recherche sur les
environnements nordiques BOREAS, Centre d'études nordiques, Université du Québec à
Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Québec G5L 3A1, Canada

Corresponding author: francois_vezina@uqar.ca

ABSTRACT

Plasma metabolites triglycerides (TRIG) and β -hydroxybutyrate (BUTY) are used as indexes of nutritional condition in migrating birds during refueling and can provide a measure of individual fattening rate. Because non-migratory birds wintering at northern latitudes also fatten up on a daily basis to support their nighttime fast, blood metabolites could provide a useful tool to measure individual performance in energy acquisition. However, the daily pattern of metabolite change may differ between species and can be affected by winter climate variations. We studied daily variation in TRIG and BUTY from sunrise to sunset over a complete winter in Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*) and investigated how short-term variation (up to 7 days) in five climate parameters (temperature, humidity, barometric pressure, solar radiation and wind speed) may affect their plasma levels. In contrast with body mass, TRIG increased non-linearly during the day, with a rapid increase in the morning that leveled off in the afternoon while BUTY did not change significantly. Climate variations did not affect TRIG levels and had a significant but marginal effect on BUTY, explaining at best 3% of the variation. Metabolites rather varied with sampling time and the seasonal change in day length, suggesting faster fattening rates in mid-winter. BUTY differed significantly between capture sites, suggesting that this marker could reflect roost site quality as a shelter against heat loss.

Key words: Blood metabolites; winter; fattening rate; climate; nutritional condition; resident passerines

For small non-migratory bird species wintering at northern latitudes, winter conditions can be energetically demanding (McKechnie and Swanson 2010). Indeed, wintering passerines are limited in their capacity to store nutrients and must therefore forage during the day to accumulate the lipid reserves required to survive through the night, a period of forced fasting and high heat loss (Blem 1976, Lilliendahl et al. 1996). This leads to a daily cycle of body mass (Lehikoinen 1987), oscillating between a low mass in the morning and a peak of mass by the end of the day. These mass variations are typically interpreted in the context of a tradeoff between starvation and predation (e.g., Lima 1986, Lilliendahl 2002). However, interactions between winter climatic variations and seasonal reduction in foraging time, due to winter photoperiodic changes, can also add to the challenge and influence foraging strategies (Lilliendahl et al. 1996, Broggi et al. 2003, Polo et al. 2007, Krams et al. 2010). Different foraging strategies may in turn lead to varying levels of daily fattening rate between individuals (Broggi et al. 2003, Polo et al. 2007) and, assuming fattening rate reflects foraging efficiency and rate of dietary energy conversion, one could interpret individual fattening rate as a measure of individual physiological performance. Fattening rate in passerines can be estimated by measuring daily changes in individual body mass. However, for many species, measuring body mass changes throughout the day may be problematic, as it requires a minimum of two captures per individual within the same day.

Recent studies on migrant species have validated a promising technique to estimate fattening rate from single catches that could be applicable to wintering passerines (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, 1997; Guglielmo et al. 2005; Dietz et al. 2009). Plasma

triglyceride (TRIG) is a metabolite involved in lipid transport and is considered an index of fat deposition in migratory birds (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, Guglielmo et al. 2005, Williams et al. 2007, Anteau and Afton 2008). Indeed, TRIG levels typically increase over the course of a day in birds fuelling up for migration (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, 1997). Plasma TRIG also correlate with the *rate* of body mass gain, typically over the last few hours, in migratory passerines (e.g. *Sylvia borin*, Jenni-eiermann and Jenni 1994, *Wilsonia pusilla*, Zajac et al. 2006) and migratory shorebirds (e.g. *Calidris mauri*, Williams et al. 2007). In contrast, β -hydroxybutyrate (BUTY) is a by-product of lipid degradation and is considered an index of fat catabolism (Jenni-Eiermann and Jenni 1994). As it reflects lipid use, BUTY can be correlated with body mass loss (Jenni-Eiermann and Jenni 1994). It is highest in the morning, following the night fast, and tends to decline rapidly as the bird is gaining body mass (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, Jenni and Jenni-Eiermann 1996).

TRIG and BUTY are increasingly used as indexes of fuelling performance in migratory species (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, Guglielmo et al. 2005, Seaman et al. 2005, Seaman et al. 2006, Zajac et al. 2006, Williams et al. 2007). As these markers provide an estimate of fattening rate in birds captured only once (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, 1997; Cerasale and Guglielmo 2006), they could also prove to be a valuable tool for estimating fattening rate in wintering non-migratory species, providing daily fattening is a similar process in both wintering residents and migratory birds. However, most studies conducted to date have been based on experiments with captive birds carried out during migration (Jenni-eiermann and Jenni 1994, Seaman et al. 2005, Acevedo Seaman et al. 2006, Dietz et al. 2009; but see Guglielmo et al. 2002, 2005, Anteau et al. 2008).

Furthermore, little is known on how weather conditions may influence variability in daily levels of blood metabolites such as TRIG and BUTY (Williams et al. 1999, Cerasale et al. 2006, Swanson et Thomas 2007).

Only one study investigated plasma metabolites in relation to climate conditions in free-living wintering resident passerines. Swanson and Thomas (2007) measured plasma TRIG in the three hours following sunrise in four species of wintering birds and found a linear increase in TRIG levels over time in Dark-eyed Junco (*Junco hyemalis*) and American Goldfinch (*Carduelis tristis*), but no significant effect of ambient temperature measured at dawn. Although this suggests that some resident species show a pattern of daily TRIG variation in winter similar to that of migratory species during fuelling, body mass trajectory in wintering birds may not be linear over the whole day (Lilliendahl 2002, Polo and Bautista, 2006 but see Turcotte and Desrocher 2008). Daily variation in TRIG plasma levels may also differ from a linear pattern (Jenni and Jenni-Eiermann 1996). Therefore changes in TRIG levels should be investigated from sunrise to sunset before drawing conclusions of similarity or difference between migratory and resident model species. Furthermore, although ambient temperature is certainly one of the main driving force underlying metabolic adjustments in wintering birds (Swanson and Garland 2009, McKechnie and Swanson 2010), heat exchanges are also affected by other parameters such as wind speed, radiation and humidity (Grubb 1975, Wolf et al. 2000) and little is known on the time period in which heat loss and energy demands may relate to blood metabolite variations in resident wintering species.

In this study, we examined daily variation patterns in TRIG and BUTY, at the population level, from sunrise to sunset over a complete winter (September to March) in free-living Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*) wintering in eastern Canada. We had two working objectives. (1) To determine whether patterns of variation in these metabolites were comparable in chickadees to what had been reported in migratory passerines during fuelling (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, Jenni and Jenni-Eiermann 1996, Guglielmo et al. 2002, Cerasale and Guglielmo 2006) and in other wintering residents during early morning (Swanson and Thomas 2007). Since daily fattening in Black-capped Chickadees leads to a linear increase in mass (Turcotte and Desrochers 2008) and that a linear increase in TRIG has been observed in other wintering passerines (Swanson and Thomas 2007), we predicted that TRIG levels would increase linearly over time. In contrast, BUTY may decline rapidly over the first four hours of the day in passerines fattening up for migration (Jenni and Jenni-Eiermann 1996, Jenni-Eiermann and Jenni 1997). We therefore predicted a curvilinear decrease in BUTY over time. We also aimed at (2) determining how current and recent (up to a week) climatic variations would affect metabolite profiles. We thus studied, at different time scales, the effect of five climate variables on metabolite plasma levels. Since the birds use fat as fuel to support heat production (Swanson 2010), we predicted that TRIG levels would be negatively related to humidity and wind speed, as fattening rate would slow down on days of high heat loss (Gosler 2002), and positively related to solar radiation and temperature, reflecting the reverse pattern on warmer days. We expected BUTY to follow a pattern opposite to TRIG for each climate variables. We also included barometric pressure in our analysis because, as

birds can detect barometric pressure variations (Buttemer 1985, Neeser and Bartheld 2002) and since a drop in pressure typically precedes storms, birds could likely adjust their fattening strategies in prevision of weather changes. In this specific case, we predicted high TRIG and low BUTY in association with low barometric pressure. As metabolite variations may partly reflect individual physiological performance, we also investigated individual consistency in blood metabolites by studying repeatability of TRIG and BUTY in birds that were sampled more than once.

METHODS

Captures, measurements and blood sampling.—This study was conducted in the Forêt d'Enseignement et de Recherche (FER) Macpès, Québec, Canada (48°30' N, 68°52' W) during the winter 2009-2010. Each sampling day, birds were captured from sunrise to sunset in two catching sessions taking place at different sites. Four feeding stations were used as our catching sites. Stations were made of three bird feeders (Perky-Pet® 10" Sunflower Seed and Peanut Feeder), filled with black sunflower seeds and suspended between trees 1.5 m above ground. During September and October, we captured birds at these locations using mist nets and playbacks of Chickadee's mobbing calls (Turcotte and Desrochers 2002). From mid-October to the end of March, captures were made using homemade potter traps (25cm H x 25cm L 25cm W) baited with seeds and installed on a 1.5 m wooden post near the feeders. All birds were handled in the minutes following capture and experienced the same routine protocol before being released. We first took a blood sample by puncturing the left brachial vein with a needle and collecting 20-100 µl of

blood with a heparinized capillary tube (average time between capture and blood sampling 9.0 ± 7.9 min.). Then, birds were weighed (0.1g) on an electronic balance (Ohaus®, CS series, Parsippany, USA) and banded with a USGS numbered aluminum band. Birds were also marked with a unique combination of 3 color bands. We then recorded structural body size by measuring the length of the beak, head plus beak, tarsus, tail and wing according to (Pyle 1997) and estimated the size of the fat reserves by scoring the amount of visible furcular fat (on a scale of 1-5) according to Gosler (1996).

In total, 141 blood samples were collected from 50 individuals over the winter (average of 2.8 ± 1.5 samples per individuals).

Metabolite assays.—All blood samples were kept cool (4°C) until they could be processed in our field laboratory. Within 6h after collection, samples were centrifuged for 10 min at 16,000 g. Plasma was then stored at -20°C until further analysis. We measured TRIG using a Vitros DT60 II chemistry system (Johnson and Johnson, New Brunswick, NJ, USA) and Vitros TRIG DT analytic plates (Johnson and Johnson #1532159) following the fabricant's instruction for TRIG measurements. However, given the small amount of plasma available, all samples were diluted by a factor 2, using saline water (0.85% NaCl) before the analyses. As claimed by the fabricant, this instrument has a high level of precision and no replicates are required. We confirmed this by running a series of assays in triplicates using sheep plasma. Per sample coefficient of variation was 0.8% and repeatability (according to Lessells and Boag, 1987) was 0.998. We also measured TRIG levels in samples from this same stock of sheep plasma for each series of assays. Inter-

series coefficient of variation was 2.4%. This TRIG assay is based on glycerol measurements and does not make the distinction between glycerol that is free or bounded to fatty acids in the form of TRIG. We are aware that the use of total glycerol as a measure of TRIG has been criticized because glycerol is released both during fasting and active fattening (Guglielmo et al. 2005). However in the present study, several evidences make us believe that this assay properly reflected circulating TRIG levels. Firstly, wintering chickadees are actively fattening during the day (Chaplin 1974, Turcotte and Desrochers 2008), typically increasing their body mass by 6.3% on average (based on our own data). This increase in mass is mainly made of growing fat reserves (Dawson and Smith 1986, Pyle 1997) and is comparable to the daily body mass gain reported for Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*, 6.8%), Veery (*Catharus fuscescens*, 6.4%), Swainson's Thrush (*C. ustulatus*, 6.6%), and Gray-cheeked Thrush (*C. minimus*, 8.1%) fueling for migration (Yong and Moore 1997). Secondly, in similar sampling conditions, Swanson and Thomas (2007) found a positive correlation between TRIG and glycerol in wintering Goldfinches and Dark-eyed Juncos caught in the early morning. The effect of free glycerol resulting from fasting should thus have minimal effect on our results.

Plasma BUTY was measured in triplicates using a diagnostic kit (R-Biopharm) adjusted for small amounts of plasma (5 μ L) using a Biotek powerwave XS2 spectrophotometer (Biotek, Winooski, USA). Here, we used a β -Hydroxybutiric acid standard (104 mg/l, Enzytec fluid) as our control. Coefficient of variation was 4.9% at the inter-assay and 9.8% at the intra-assay level. In some cases, there was not enough plasma available to run both

assays for the same bird. We therefore have a slight imbalance in sample size for TRIG and BUTY.

Weather variables.—Weather data was recorded in real time by two of the FER Macpès' permanent automated weather stations. Our capture sites were located within a 600m radius from these stations (two capture sites per station, 3000m apart). The stations are made of a series of instruments setup at four heights (2, 8, 14 and 20m) on a tower and therefore recorded data over the complete vertical range of habitat used by chickadees, from near-ground to the forest canopy. Data were recorded in real time (each 2 to 15 min. depending on the instrument). Values from all heights were averaged for each sampling time and we used this average in our analysis. We recorded air temperature, relative humidity, wind speed, solar radiation and barometric pressure throughout the experiment.

The effects of weather variations on blood metabolites were considered at 8 different time scales. We used measurements recorded (1) at the time of capture, (2) between sunrise and capture, (3) during the night (sunset to sunrise) preceding capture, (4) during the day (sunrise to sunset) preceding capture, and (5 to 8) during the last 2, 3, 4 and 7 days before capture. Weather data were therefore averaged over these periods and used in respective analyses. Because wind speed was discontinuous and highly variable at small time scales, and since chickadees roost sheltered from the wind (Olson and Grubb 2007), wind speed was considered at all time scales other than time of capture and the night before capture. Solar radiation was also not considered during the night.

Statistical analysis.— In this study we were interested in the average (i.e. population level) pattern of daily change in TRIG and BUTY, in parallel with variations in body mass corrected for structural size (i.e. nutritional reserves), and in the effect of weather variations, over various time scales, on metabolites. However, several potentially confounding variables are to be considered with these relationships. We therefore used a mixed GLM approach to first determine which variables were significantly affecting body mass, TRIG and BUTY while taking into account repeated measurements by including the individual as a random effect. These models included the following independent variables: structural body size (first principal component calculated from all morphometric indices, Rising and Somers 1989, Senar and Pascual 1997), capture site, day length and time of blood sampling. We excluded time between capture and blood sample (manipulation time may affect metabolite levels, Seaman et al. 2005) after finding that it had no significant effect on any of the variables. Sampling time was corrected for day length since a bird's foraging effort, and thus its nutritional state at a given time point in the day, may differ on short and long days. This was done by recalculating all time values in relative units with 0 corresponding to sunrise, 0.5 to noon and 1 to sunset. In Black-capped Chickadees, males are structurally larger and heavier than females (Desrochers 1990) and testing for both sex and structural size in the same model is redundant. Therefore, we did not include sex in our analyses but represented its effect graphically in all our results.

To visually inspect the temporal pattern of change in size-independent body mass, TRIG and BUTY, we related residuals of these variables (correcting for all variables but time or day length) to either time of blood sampling or duration of the day. However, since

change in body mass and blood metabolites may not be linear throughout the day, we used both linear regressions and general additive model with a spline function (Friedman 1991) to determine which model would provide the best fit. We also investigated potential relationships between residual body mass and TRIG and BUTY with regression analyses, and because these markers are reflecting lipid metabolism, we explored the relation between plasma levels of these markers and fat score, using ordinal logistic regressions.

Several weather variables were collinear, thus preventing their inclusion in further analyses without transformation. We thus adopted the approach of Speakman and McQueenie (1996), Johnson et al. (2001) and Vézina et al. (2009) and performed a principal component analysis for each time scale on all five weather variables. This led to five principal components (PC) variables per time scale that were statistically independent while capturing the entire variation of the original dataset. These PCs were then used in separate ANOVA models specific to each time scale as independent variables to explain variations in previously extracted residual TRIG and BUTY. The influence of each climate variable, within a PC, was determined by reading the eigenvectors for each original variable, representing the correlation between all five climatic variables and each PC. PCs are therefore interpreted as reflecting the influence of climatic factors with the highest eigenvectors.

Birds can perceive barometric pressure but also changes in pressure (Vitali 1921, Lawrence 1958, Buttemer 1985, Neeser et al. 2002) and therefore, presumably, approaching storms. We thus investigated more specifically the effect of pressure variations on metabolite levels. We calculated the change in pressure over the last 3h, 12h and 24h

before blood sampling and examined, using regression analyses, potential relationships with TRIG and BUTY.

Repeatability of individual metabolites levels was determined using the approach of Lessells and Boag (1987). Here again, the ANOVA model used to generate the sums of squares for the repeatability calculations considered the effects of structural body size, capture site, day length and time of blood sample.

We confirmed normality of residuals and homogeneity of variances for all analyses.

RESULTS

Daily variations in body mass, TRIG and BUTY.—A major part (92%) of the variation in body mass was explained by structural body size and time of capture (Table 1). Indeed, birds accumulated fat reserves throughout the day as size-independent body mass increased linearly with time ($r^2_{\text{adj}} = 0.18$, $n = 127$, $P < 0.0001$; Fig. 1a). Although there was considerable variation between individuals, birds increased the average size of their fat reserves by 0.81g per day (corrected for day length). Therefore, since average day-length for this study was 10.2h, birds gained body mass with an average rate of 0.08g/h.

TRIG also changed with time of blood sampling (Table 1). In contrast with body mass however, residual TRIG was nonlinearly correlated with time, showing a rapid increase in the morning that leveled off in the afternoon (spline $r^2_{\text{adj}} = 0.33$, $n = 115$, $P < 0.0001$; Fig. 1b). Interestingly, residual TRIG levels were also weakly related to day length, being higher on shorter days (Table 1, Figure 1c, $r^2_{\text{adj}} = 0.06$, $n = 129$, $P < 0.01$), and appeared to

differ between capture sites, although this effect was marginally non-significant ($P = 0.057$, Table 1, Figure 1d). Together, these variables explained 45% of the variation in TRIG levels. As for TRIG, BUTY plasma levels were weakly and negatively correlated with duration of the day (Table 1, Figure 2a, $r^2_{\text{adj}} = 0.07$, $n = 123$, $P < 0.005$). BUTY was also significantly lower at capture site B2 than at site A1 (Table 1, Figure 2b, $P < 0.04$) but varied independently from the time of blood sampling. These variables explained 35% of the variability in BUTY. TRIG and BUTY were not correlated ($P = 0.5$) and variations in TRIG and BUTY were not related to size independent body mass ($P = 0.3$ and $P = 0.9$, respectively).

Fat score increased with time of capture ($\chi^2 = 81.7$, $P < 0.0001$, Figure 3a) and with TRIG ($\chi^2 = 39.6$, $P < 0.0001$, Figure 3b). However, the relationship between fat score and TRIG disappeared when considering time of capture as a covariate ($P = 0.1$). Fat score was not correlated with BUTY ($P = 0.6$).

Climate effects on plasma metabolites.—Our analyses revealed that, once the effect of day length, time of blood sampling and capture site were considered, climate variations had very little effects on residual metabolite levels. Indeed, no significant effects were detected on residual TRIG at any time scales (analyzing the data as a whole or morning and afternoon separately had no effect on this result). BUTY levels were affected by changes in weather variables over four time scales, lasting up to 7 days (one PC variable per time scale positively correlated with BUTY, Table 2). However, these explained at best 3% of total

variability in residual BUTY (compare with 35% for day length and capture site). This analysis nevertheless revealed that ambient temperature averaged over the two days preceding blood sampling correlated positively with BUTY. Plasma BUTY was also correlated positively with relative humidity, averaged over periods lasting from the night preceding capture up to 7 days before sampling. Barometric pressure positively influenced BUTY on a similar time scale and a positive effect of solar radiation was detected over the last four days. Therefore, BUTY tended to be higher on days following warm and humid weather with high barometric pressure and solar radiation.

Regression analyses revealed no significant relationship between residual TRIG or residual BUTY and the change in barometric pressure over the last 3-24h ($P > 0.4$ in all cases). Restraining our analyses to birds that were captured more than once showed that plasma levels of TRIG and BUTY had very low and non-significant repeatability ($r = 0.09 - 0.08$, $P > 0.1$ in all cases).

DISCUSSION

Daily change in body mass and blood metabolites. – We found a linear increase in body mass throughout the day in wintering Black-capped Chickadees, a pattern that confirms previous reports for the species (Turcotte and Desrochers 2008). This was visible both in the change in size-independent body mass and in fat score. Chickadees increased their body mass on average by 0.08g/h. That rate corresponds to a gain of 0.7% of average body mass (11.7g) per hour and is comparable to that reported for free-living Garden Warblers (*Sylvia*

borin, 19g, 0.5%), Robins (*Erithacus rubecula*, 17g, 0.9%) and Blackcaps (*Sylvia atricapilla*, 19g, 0.8%) caught during migratory fattening (calculated from Jenni and Jenni-Eiermann 1996), although values calculated from Guglielmo et al (2005) suggest rates varying between 0.8% and 2.4% in migrant passerines ranging in mass 8-78g. Therefore, average daily fattening rate in wintering Black-capped Chickadees is within the range known for migratory passerines during active fuelling.

We predicted a linear increase in TRIG levels, as the birds would fatten up throughout the day. TRIG did increase rapidly and relatively linearly in the morning, a pattern indicative of fat reserve accumulation (Jenni-Eiermann and Jenni 1994) which is consistent with the linear increase reported in wintering Dark-eyed Juncos and American Goldfinches in the first 3 hours after sunrise (Swanson and Thomas 2007). However, TRIG followed a non-linear path during the rest of the day and leveled off in the afternoon. Therefore, a linear increase in body mass is not necessarily reflected in TRIG plasma level variations. Consistent with this is the lack of relationship between size-independent body mass (i.e. body stores) and TRIG levels reported here and elsewhere (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, Swanson and Thomas 2007, but see Guglielmo et al. 2002, Zajac et al. 2006).

The pattern of TRIG variation we found in Chickadees is comparable to that of passerines fuelling for migration. Indeed, Jenni and Jenni-Eiermann (1996) described a significant fit to a positive curvilinear function when studying daily TRIG levels in migrating Blackcap, Garden Warbler and Robins. The authors also showed that the steep morning increase in TRIG levels was associated with an early peak of foraging activity. In

Black-capped Chickadees, peak foraging happens in the morning and just before entering the roost at dusk (Lawrence 1958). This suggests that we should have observed a second phase of increase in TRIG level at the end of the day. However, since we ended our daily captures at sunset, our data likely did not capture this second peak of foraging activity.

BUTY is a byproduct of the breakdown of free fatty acids that is synthesized during fasting (Koolman and Roehm 2005). In migratory passerines, BUTY levels typically decrease rapidly after resumption of feeding in the morning (Jenni and Jenni-Eiermann 1996). We therefore expected a negative curvilinear decline in BUTY but found no correlation with time of sampling. This pattern is similar to those reported by Jenni and Jenni-Eiermann (1996) in Pied Flycatchers and Blackcaps but contrast with those observed in Garden Warblers and Robins, where BUTY declined during the first 2 to 4 hours after dawn before leveling off to constant levels. Since Chickadees begin foraging at first morning lights (Kessel 1976), our birds were likely actively fattening by the time we began sampling at sunrise. This could have prevented us from detecting a decline in BUTY levels.

Interestingly, we found higher TRIG and BUTY levels on average during short days. Although the effect of day length was relatively weak compared to that of sampling time, this is consistent with Chickadees increasing their daily fattening rate (Lehikoinen 1987) and nocturnal fat consumption at peak of winter, when foraging time is minimal, fast duration extensive and temperatures are coldest.

We found a marginally non-significant effect of catching site on TRIG and a significant effect on BUTY. Indeed, BUTY levels measured at site A1 were on average 36% higher

than levels measured at site B2. This suggests, as BUTY reflects the intensity of lipid catabolism (Jenni-Eiermann and Jenni 1994, 1997) and since the main fasting period is at night, that birds from A1 burned more lipids on average during roosting than birds from B2. This could be resulting from differences in roost site quality. If birds from A1 were poorly protected against heat loss at night, they would have had to consume more of their fat reserves to support thermoregulation for a given set of climatic conditions compared to birds from B2. Alternatively, because Chickadees routinely use nocturnal hypothermia to save energy (Sharbaugh 2001), birds from B2 could have been those using poor quality roost sites. This would have forced them to decrease their rate of fat catabolism through nocturnal hypothermia, possibly resulting in the same result on BUTY levels. Average TRIG levels were lower, albeit not significantly, at site B1, suggesting a lower rate of fattening at this site despite the presence of feeders. Although we did not measure natural food availability at our catching sites, it is very likely that our birds used feeders only as one of many food sources (flocks visited feeders every 20 min. on average, personal observations). Therefore, this trend could reflect differences in food availability or quality at different sites. Consequently, it appears, as suggested by others (e.g., Jenni and Jenni-Eiermann 1996, Williams et al. 1999, Cerasale and Guglielmo 2006), that blood metabolites could be used to infer Chickadees habitat quality.

Climate effect on plasma metabolites.—We predicted that both TRIG and BUTY levels would vary in relation with changes in weather parameters but we only found a weak

influence of climate on BUTY, once the effects of day length, capture site and time of capture were taken into account. The lack of effect on TRIG is consistent with the observations of Swanson and Thomas (2007) who reported no effect of temperature at dawn on TRIG levels in four species of wintering passerines. As expected, residual variation in BUTY was positively affected by barometric pressure and humidity averaged over up to 7 days preceding capture. However, there was no clear effect of wind speed, and, contrary to our predictions, both solar radiation and ambient temperature averaged over the last 2-4 days were positively related to residual BUTY. These unexpected results would therefore suggest that chickadees were consuming more of their fat reserves on warm and humid days and when barometric pressure was high. However, the amount of variance explained by these factors was minimal (3%) compared to the combined effect of day length and capture site (35%). Consequently, these findings led us to believe that weather had very little effect on metabolite plasma levels in Chickadees. Rather, daily foraging activity, habitat quality and the changing length of the foraging period throughout winter (i.e. day length) seems to be the main driving forces explaining blood metabolite variations.

Chickadees are able to take advantage of heterogeneous thermal microhabitats when foraging (Wachob 1996). This allows them to minimize heat loss by avoiding cold and wind and maximize passive warming by exposure to solar radiation (Grubb 1975, Wachob 1996, Dolby and Grubb 1999, Olson and Grubb 2007, personal field observations). At night, cavity roosting reduces convective and radiative heat loss and can decrease metabolic requirements by as much as 50% (Mayer et al. 1982). Such behavior likely allows them to

partly buffer the effects of weather variations on energy use and fattening rates, in turn leading to minimal effects on blood metabolites.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to all of those who helped in the field, especially Jonathan Brassard, Philip Bertrand, Jean-François Lamarre and Josée-Anne Otis and to Yves Turcotte for training C.M. in bird catching and banding. We also would like to thanks Alain Caron for his advice on statistics as well as Agnès Lewden and Magali Petit for their companionship, help in the field and their constructive comments. Chris Guglielmo kindly reviewed an earlier version of this paper. This study was supported by a Discovery grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) as well as a Nouveaux chercheurs grant from the Fonds Québécois de recherche Nature et technologies (FQRNT) to F.V.

LITTERATURE CITED

- Acevedo Seaman, D. A., Guglielmo, C. G., Elner, R. W., and Williams, T. D. 2006. Landscape-scale physiology: site differences in refueling rates indicated by plasma metabolite analysis in free-living migratory Sandpipers. *Auk* 123: 563-574.
- Anteau, M. J., and Afton, A. D. 2008. Using plasma-lipid metabolites to index changes in lipid reserves of free-living Lesser Scaup (*Aythya affinis*). *Auk* 125: 354-357.
- Blem, C. R. 1976. Patterns of lipid storage and utilization in birds. *American zoologist* 16: 671-684.
- Broggi, J., Koivula, K., Lahti, K., and Orell, M. 2003. Seasonality in daily body mass variation in a hoarding boreal passerine. *Oecologia* 137: 627-633.
- Buttemer, W. a. 1985. Energy relations of winter roost-site utilization by American Goldfinches (*Carduelis tristis*). *Oecologia* 68: 126-132.
- Cerasale, D. J., and Guglielmo, C. G. 2006. Dietary effects on prediction of body mass changes in birds by plasma metabolites. *Auk* 123: 836-846.
- Chaplin, S. B. 1974. Daily energetics of the Black-capped Chickadee, *Parus atricapillus*, in winter. *Journal of comparative physiology* 330: 321-330.
- Desrochers, A. 1990. Sex determination of Black-capped Chickadees with a discriminant analysis. *Journal of Field Ornithology* 61: 79-84.
- Dietz, M. W., Jenni-Eiermann, S., and Piersma, T. 2009. The use of plasma metabolites to predict weekly body-mass change in Red Knots. *Condor* 111: 88-99.
- Dolby, A. S., and Grubb, T. C. 1999. Effects of winter weather on horizontal and vertical use of isolated forest fragments by bark-foraging birds. *Condor* 101: 408-412.
- Friedman, J. H. 1991. Multivariate Adaptive Regression Splines. *Annals of statistics* 19: 1-67.

- Gosler, A. G. 1996. Environmental and social determinants of winter fat storage in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 65: 1-17
- Gosler, A. 2002. Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 71: 771-779.
- Grubb, T. C. 1975. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor* 77: 175-182.
- Guglielmo, C. G., Cerasale, D. J., and Eldermire, C. 2005. A field validation of plasma metabolite profiling to assess refueling performance of migratory birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 116-125.
- Guglielmo, C. G., O'Hara, P. D., and Williams, T. D. 2002. Extrinsic and intrinsic sources of variation in plasma lipid metabolites of free-living Western Sandpipers (*Calidris mauri*). *Auk* 119: 437-445
- Jenni, L., and Jenni-Eiermann, S. 1996. Metabolic responses to diurnal feeding patterns during the postbreeding, moulting and migratory periods in passerine birds. *Functional Ecology* 10: 73-80.
- Jenni-Eiermann, S., and Jenni, L. 1994. Plasma metabolites levels predict individual body-mass changes in a small long-distance migrant, the Garden Warbler. *Auk* 111: 888-899.
- Jenni-Eiermann, S., and Jenni, L. 1997. Diurnal variation of metabolic responses to short-term fasting in passerine birds during the postbreeding, molting and migratory period. *Condor* 99: 113-122.
- Johnson, M. S., Thomson, S. C., and Speakman, J. R. 2001. Limits to sustained energy intake. II. Effects of concurrent pregnancy and lactation in *Mus musculus*. *Journal of experimental biology* 204: 1937-1946.

- Kessel, B. 1976. Winter activity patterns of Black-capped Chickadees in interior Alaska. *The Wilson Bulletin* 88: 36–61.
- Koolman, J., and Roehm, K-H. 2005. *Color Atlas of Biochemistry*. Thieme, Stuttgart, Germany.
- Krams, I., Cirule, D., Suraka, V., Krama, T., Rantala, M. J., and Ramey, G. 2010. Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. *Functional Ecology* 24: 172-177.
- Lawrence, L. D. K. 1958. On regional movements and body weight of Black-capped Chickadees in winter. *Auk* 75: 415–443.
- Lehikoinen, E. 1987. Seasonality of the daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scandinavica* 18: 216-226
- Lessells, C. M., and Boag, P. T. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 2: 116-121.
- Lilliendahl, K. 2002. Daily patterns of body mass gain in four species of small wintering birds. *Journal of Avian Biology* 33: 212-218.
- Lilliendahl, K., Carlson, A., Welander, J., and Ekman, J. B. 1996. Behavioural control of daily fattening in Great Tits (*Parus major*). *Canadian Journal of Zoology* 74: 1612-1616.
- Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* 67: 377–385.
- Mayer, L., Lustick, S. I., and Battersby, B. 1982. The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina Chickadee. *International Journal of Biometeorology* 26: 231-238.

- McKechnie, A. E., and Swanson, D. L. 2010. Sources and significance of variation in basal, summit and maximal metabolic rates in birds. *Current Zoology* 56: 741-758.
- Neeser, J. A., and Von Bartheld, C. S. 2002. Comparative anatomy of the paratympanic organ (Vitali organ) in the middle ear of birds and non-avian vertebrates: focus on Alligators , Parakeets and Armadillos. *Brain, Behaviour and Evolution* 60: 65-79.
- Olson, J. R., and Grubb, T. C. 2007. Winter adaptations in Chickadees and Titmice and the added effect of habitat fragmentation. Pages 263-275 *in Ecology and Behaviour of Chickadees and Titmice*. (K. A. Otter, Ed.). Oxford University Press, Oxford.
- Polo, V., and Bautista, L. M. 2006. Daily routines of body mass gain in birds: 2. An experiment with reduced food availability. *Animal Behaviour* 72: 517-522.
- Polo, V., Carrascal, L. M., and Metcalfe, N. B. 2007. The effects of latitude and day length on fattening strategies of wintering Coal Tits *Periparus ater* (L.): a field study and aviary experiment. *Journal of animal ecology* 76: 866-872.
- Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part I, Columbidae to Ploceidae. Slate Creek Press, Bolinas, C.A.
- Rising, J. D., and Somers, K. M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk* 106: 666-674.
- Seaman, D. A. A., Guglielmo, C. G., and Elner, R. 2006. Landscape-scale physiology: Site differences in refueling rates indicated by plasma metabolite analysis in free-living migratory sandpipers. *Auk* 123: 563-574.
- Seaman, D. A. A., Guglielmo, C. G., and Williams, T. D. 2005. Effects of physiological state, mass change and diet on plasma metabolite profiles in the Western Sandpiper *Calidris mauri*. *Journal of experimental biology* 208: 761-769.
- Senar, J., and Pascual, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea* 85: 269-274.

- Sharbaugh, S. M. 2001. Seasonal acclimatization to extreme climatic conditions by Black-capped Chickadees (*Poecile atricapilla*) in interior Alaska (64 degrees N). *Physiological and Biochemical Zoology* 74:568-575.
- Speakman, J. R., and McQueenie, J. 1996. Limits to sustained metabolic rate: the link between food intake, basal metabolic rate, and morphology in reproducing mice, *Mus musculus*. *Physiological Zoology* 69: 746–769.
- Swanson, D. L. 2010. Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates. Pages 75-129 in *Current Ornithology* Volume 17. (C. F. Thompson, Ed.). Springer New York, New York.
- Swanson, D. L., and Garland, T. 2009. The evolution of high summit metabolism and cold tolerance in birds and its impact on present-day distributions. *Evolution* 63: 184-194.
- Swanson, D. L., and Thomas, N. E. 2007. The relationship of plasma indicators of lipid metabolism and muscle damage to overnight temperature in winter-acclimatized small birds. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular and integrative physiology* 146: 87-94.
- Turcotte, Y., and Desrochers, A. 2002. Playbacks of mobbing calls of Black-capped Chickadees help estimate the abundance of forest birds in winter. *Journal of Field Ornithology* 73: 303–307.
- Turcotte, Y., and Desrochers, A. 2008. Forest fragmentation and body condition in wintering Black-capped Chickadees. *Canadian Journal of Zoology* 86: 572-581.
- Vézina, F., Love, O. P., Lessard, M., and Williams, T. D. 2009. Shifts in metabolic demands in growing altricial nestlings illustrate context-specific relationships between basal metabolic rate and body composition. *Physiological and Biochemical Zoology* 82: 248-257.

- Vitali, G. 1921. L'organo nervoso paratimpanico e la sua funzione. *Rivista di biologia* 3: 302–316.
- Wachob, D. 1996. The effect of thermal microclimate on foraging site selection by wintering Mountain Chickadees. *Condor* 98: 114-122.
- Williams, T. D., Guglielmo, C. G., Egeler, O., and Martyniuk, C. J. 1999. Plasma lipid metabolites provide information on mass change over several days in captive Western Sandpipers. *Auk* 116: 994–1000.
- Williams, T. D., Warnock, N., Takekawa, J. Y., and Bishop, M. A. 2007. Flyway-scale variation in plasma triglyceride levels as an index of refueling rate in spring-migrating Western Sandpipers (*Calidris Mauri*). *Auk* 124: 886-897.
- Wolf, B. O., Wooden, K. M., and Walsberg, G. E. 2000. Effects of complex radiative and convective environments on the thermal biology of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Journal of experimental biology* 203: 803-811.
- Yong, W., and Moore, F. R. 1997. Spring stopover of intercontinental migratory thrushes along the northern coast of the gulf of Mexico. *Auk* 114: 263–278.
- Zajac, R. M., Cerasale, D. J., and Guglielmo, C. G. 2006. The rapid response of plasma metabolites to changes in feeding rate in a small passerine *Wilsonia pusilla*. *Journal of Avian Biology* 37: 405-408.

Tables

Table 1. Results of a restricted maximum likelihood (REML) model testing for the effects of day length, time of capture, capture site and body size on body mass, as well as plasma levels of TRIG and BUTY. Individual was integrated as a random factor in the model.

Variable	Body mass ($n=127$)			Triglyceride ($n=117$)			β -hydroxybutyrate ($n=113$)		
	<i>DF</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>DF</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>DF</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Day length	1,13	0,88	0,4	1,117	7,49	<0,01	1,109	11,58	<0,001
Time of capture	1,68	121,77	<0,0001	1,11	50,11	<0,0001	1,193	2,68	0,1
Capture site	3,4	0,81	0,5	3,37	2,73	0,057	3,37	2,97	0,05
Body size	1,114	28,71	<0,0001	1,44	0,002	0,97	1,48	1,74	0,2
R^2_{adj}	0,92			0,45			0,35		

Table 2. Result of mixed GLM on principal component (PC) variables explaining daily variability in residual BUTY levels, for each temporal scale. Eigenvectors with values ≥ 0.50 are highlighted in bold. Only PCs significantly correlated with BUTY are represented.

	Night	Last two days before capture	Last four days before capture	Last seven days before capture
	PC3	PC4	PC5	PC5
Eigenvalue	0.63	0.59	0.44	0.37
Percent	21.08	11.71	8.86	7.47
Slope	28.76	29.78	40.49	37.57
Eigenvectors:				
Temperature	-0.11	0.55	0.27	0.32
Humidity	0.71	0.36	0.64	0.69
Pressure	0.70	0.65	0.09	0.62
Solar radiation	-	-0.26	0.68	0.002
Wind speed	-	-0.23	-0.22	-0.18
R ² adj	0.03	0.03	0.03	0.02

Figure legends

Fig. 1. Effect of time of capture on residual body mass (a) and residual TRIG (b). Effects of day length (c) and capture site (d) on residual TRIG. Closed circles show males, open circles show females and open diamonds show individual for whom sex could not be determined. Residuals in (a) and (b) control for the effect of capture site, day length, structural size, and individual (as a random factor). Residuals in (c) control for the effect of capture site, time of capture, structural size and individual (as a random factor). Residuals in (d) control for the effect of time of capture, day length, structural size and individual (as a random factor). Time of capture is shown in relative values (0 = sunrise; 0.5 = noon; 1 = sunset).

Fig. 2. Effects of day length (a) and capture site (b) on residual BUTY. Closed circles show males, open circles show females and open diamonds show individual for whom sex could not be determined. Residuals control for the effect of capture site, time of capture, structural size and individual (as a random factor).

Fig. 3. Relationships between (a) time of capture and fat score and (b) between TRIG and fat score. Closed circles show males, open circles show females and open diamonds show individual for whom sex could not be determined. Time of capture is shown in relative values (0 = sunrise; 0.5 = noon; 1 = sunset).

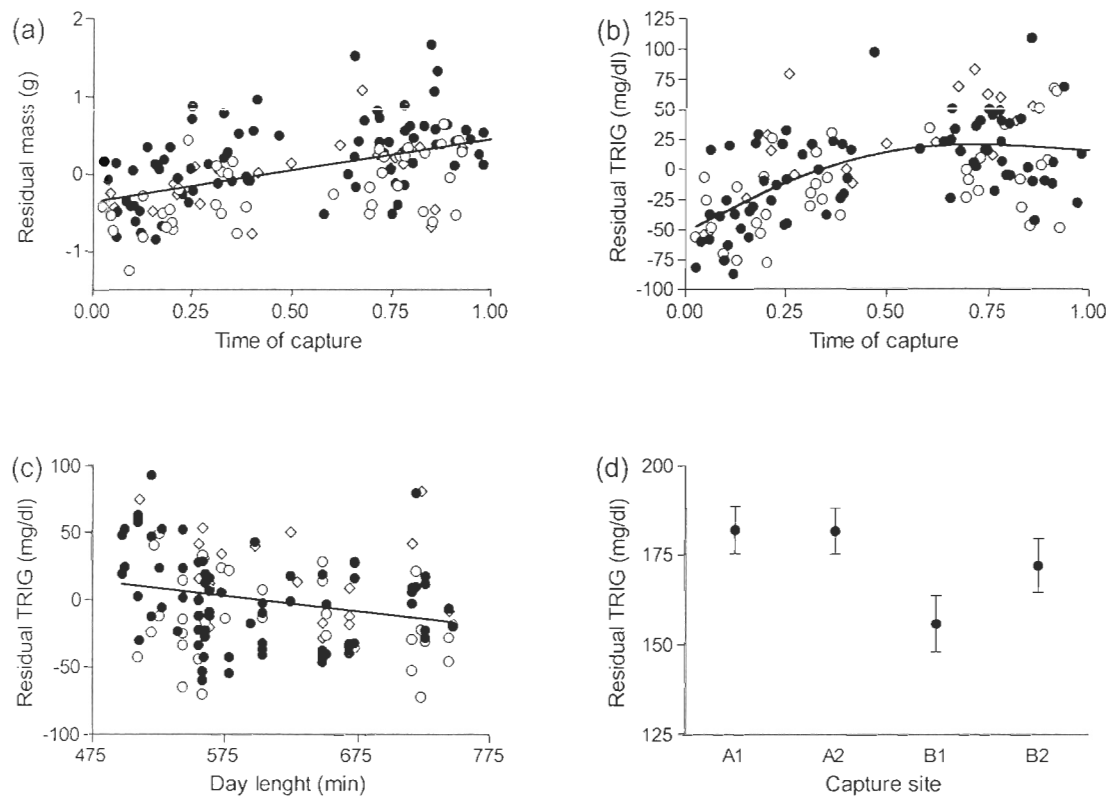


Figure 1.

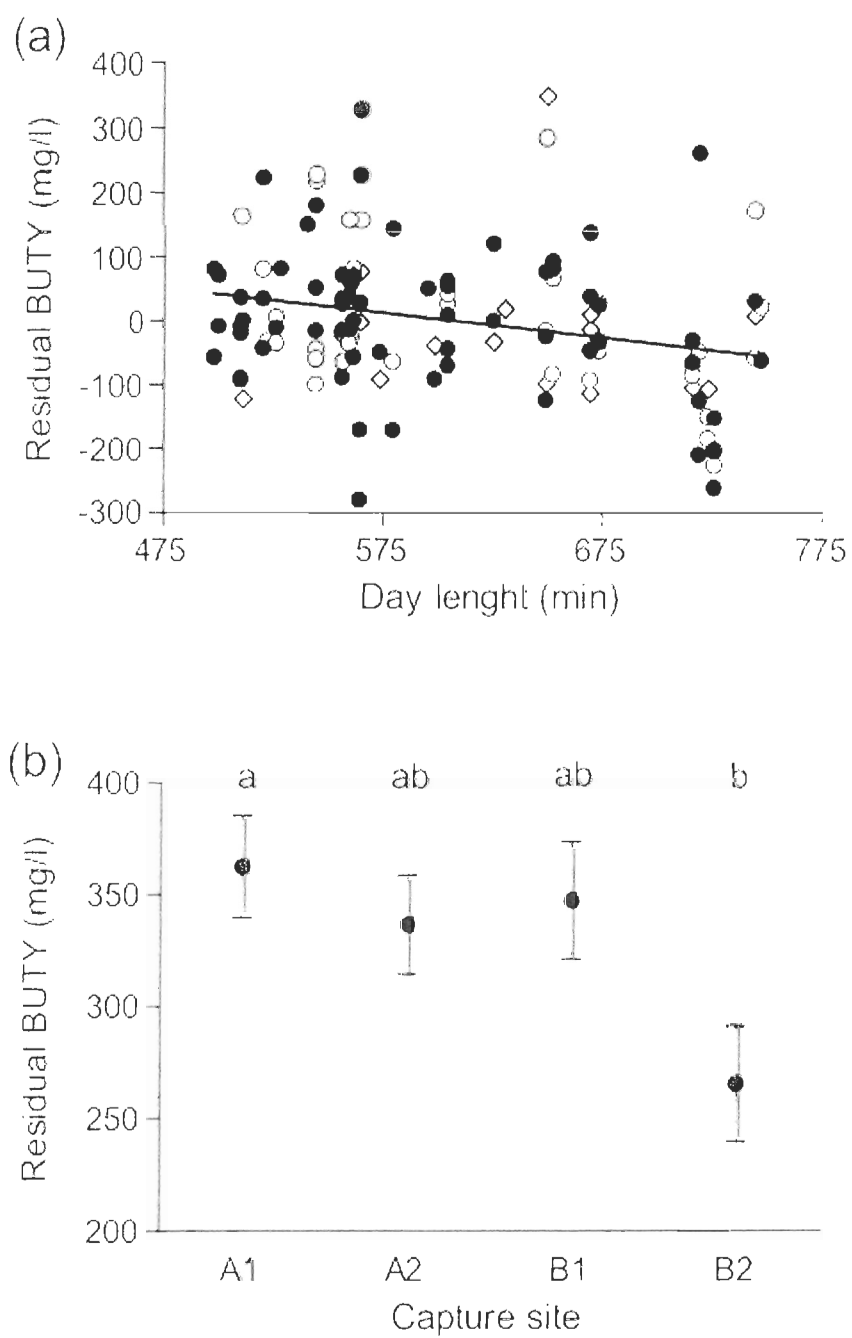


Figure 2.

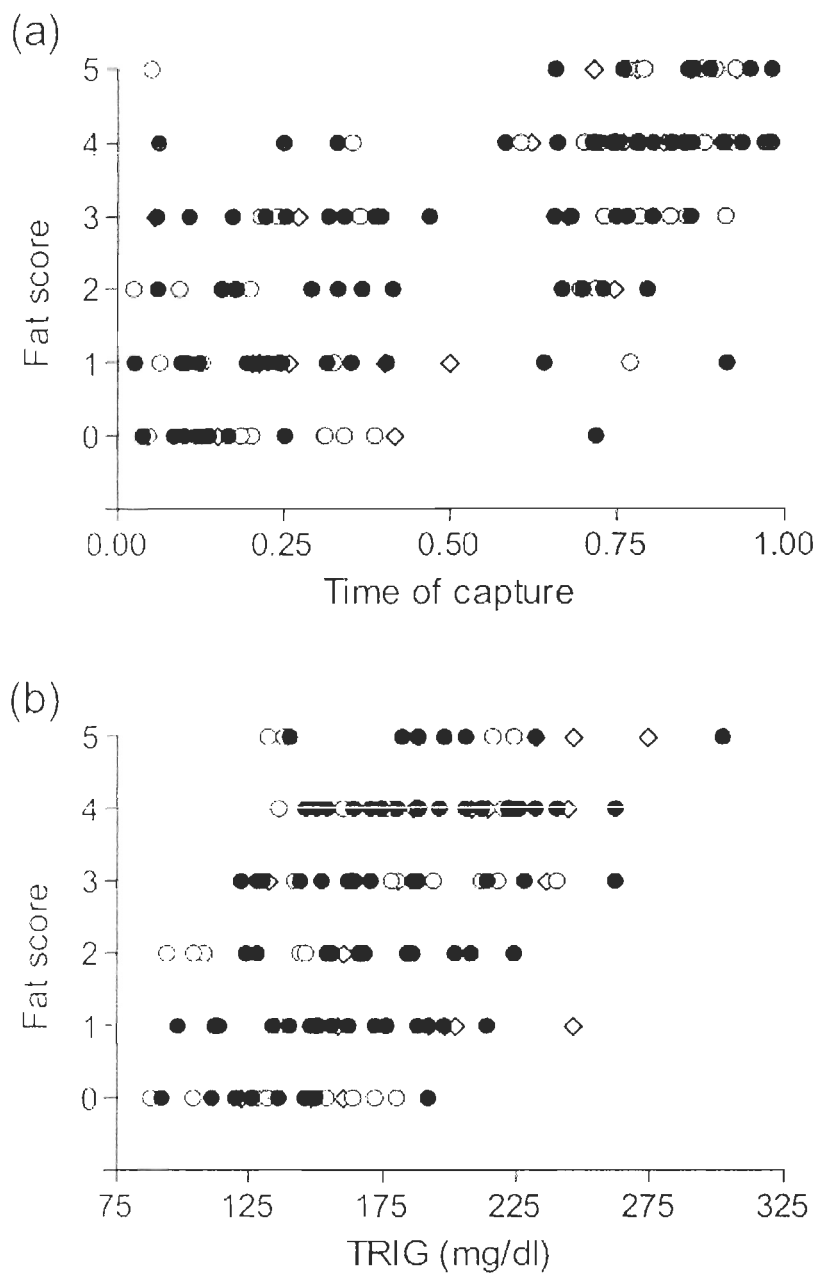


Figure 3

CHAPITRE 2

CONCLUSION

IMPORTANCE ET IMPLICATION DE MES RÉSULTATS

Alors que la variation des niveaux de métabolites lipidiques sanguins est relativement bien connue chez les oiseaux en halte migratoire (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Guglielmo et al. 2005; Seaman et al. 2005; Seaman et al. 2006; Zajac et al. 2006; Williams et al. 2007), mon étude est la seule, avec celle de Swanson et Thomas (2007), à explorer les variations journalières de TRIG et de BUTY chez un petit passereau en conditions hivernales. Mes résultats démontrent que le niveau de TRIG augmente non linéairement au cours de la journée, avec une augmentation rapide dans la matinée pour atteindre une asymptote à la mi-journée et demeurer relativement constant jusqu'au coucher du soleil. Jenni & Jenni-Eiermann (1996) ont expliqué cette non linéarité chez la paruline à tête noire, le rouge-gorge et la paruline des jardins par la présence d'un pic d'activité de nourrissage dans la matinée. Ce pic d'alimentation entraîne des apports plus importants en lipides et donc un gain de TRIG sanguins. La mésange à tête noire est elle aussi connue pour être plus active en début de matinée (Kessel, 1976). On constate donc des patrons similaires entre notre modèle de passereau résident et les trois modèles de passereaux migrateurs étudiés par Jenni et Jenni-Eiermann (1996) qui, de plus, présentent des taux de gains de masse journaliers similaires (entre 6 et 8% ; Mandin & Vézina, soumis). Le fait que ces deux patrons soient similaires suggère que le niveau de TRIG mesuré chez la mésange à tête noire pourrait être relié au taux de gain de masse, comme chez les oiseaux migrateurs, ce qui reste cependant à valider. Le fait que le niveau de TRIG soit relativement constant durant l'après midi et que la période critique d'engraissement semble être le matin me mène

à suggérer de prélever le sang durant la matinée pour les études ultérieures qui viseraient à discriminer les individus par leur condition nutritionnelle.

Mon étude n'a permis de déceler qu'un effet marginal du climat sur le niveau de BUTY tandis qu'aucun effet n'a été constaté sur le niveau de TRIG. Swanson & Thomas (2007) n'avaient également observé aucun effet de la température sur les niveaux de TRIG d'oiseaux échantillonnés dans les trois premières heures après le lever du soleil. Je suppose que le faible impact des variables climatiques sur la condition nutritionnelle est dû à la capacité de thermorégulation comportementale (Cabanac, 2010) de la mésange à tête noire. En contraste avec les observations de Krams et al. (2010) sur la mésange charbonnière qui modifie sa stratégie d'engraissement en période de basses températures, je pense qu'une utilisation optimale du microhabitat permet à la mésange à tête noire de limiter l'impact des contraintes climatiques sur son budget énergétique, ce qui résulterait en une absence d'effet sur les niveaux de métabolites. Il apparaît donc que les variations à court terme des paramètres climatiques aient un effet marginal sur les variations de métabolites lipidiques chez la mésange à tête noire.

Les mésanges capturées sur le site B2 avaient des niveaux de BUTY plus bas que celles capturées sur le site A1. Ce métabolite est un sous produit de la dégradation des lipides qui a lieu principalement durant la nuit, alors que la mésange à tête noire mobilise ses réserves pour la thermorégulation. Durant la journée, le niveau moyen de BUTY devrait donc refléter la quantité de lipides dégradés pendant la nuit. La différence de niveau de BUTY entre les individus issus des différents sites pourrait ainsi être due à une différence de qualité d'abris nocturnes en termes de pertes de chaleur. Cela suggère que les individus présentant des niveaux de BUTY élevés vivraient un stress thermique plus prononcé durant la nuit, les obligeant à consommer plus de réserves énergétiques pour limiter les pertes de chaleur. Parce que la mésange à tête noire passe la nuit dans des caches nocturnes (Odum, 1942; Chaplin, 1974), ces pertes de chaleur pourraient être dues à une mauvaise isolation des caches. Plusieurs études ont déjà proposé les métabolites sanguins comme indices de qualité d'habitat (Jenni & Jenni-Eiermann, 1996; Williams et al., 1999; Cerasale &

Guglielmo, 2006). Cependant, la qualité de l'habitat ne faisant pas initialement partie des facteurs choisis pour répondre à mes objectifs, je n'ai pas collecté de données sur les caractéristiques des habitats de nos sites de capture. Pour vérifier cette hypothèse, les études futures devraient caractériser l'habitat des domaines vitaux des individus étudiés et particulièrement la valeur isolante de leurs caches nocturnes.

La différence de taux de BUTY observée entre les individus des sites A1 et B2 pourrait également être due à une différence de performance individuelle. On sait que l'entrée en hypothermie, couramment utilisée pour limiter les dépenses énergétiques nocturnes (Haftorn, 1972; Chaplin, 1976; Mayer et al., 1982), peut augmenter le risque de prédation (Grubb & Pravosudov, 1994; Pravosudov & Lucas, 2000). On devrait donc s'attendre à ce que les individus en meilleure condition nutritionnelle limitent le recours à l'hypothermie et priorisent l'utilisation de leurs réserves énergétiques, entraînant ainsi une augmentation de leur niveau de BUTY. Les individus les moins performants quant à eux, en raison de leurs réserves énergétiques limitées, devraient utiliser l'hypothermie plus couramment en réaction à une baisse de température. Cette hypothèse pourrait être testée chez des oiseaux en captivité dans une expérience où l'accès à la nourriture et la température seraient manipulés.

LIMITATION DE L'ÉTUDE

Bien que je sois confiant que notre mesure de TRIG est fiable dans le contexte de mon étude, la mesure du glycérol total a été critiquée (Guglielmo 2005). En effet, dans certaines conditions (e.g. dans le cas de mesures prises plus tôt, sur des oiseaux qui sortent du jeûne), il est possible que le niveau de glycérol libre biaise la mesure (Guglielmo 2005). À l'avenir, pour des oiseaux capturés plus tôt, je conseille d'utiliser un protocole d'analyse permettant de mesurer le niveau de TRIG libre plutôt que le glycérol total.

Aucun patron journalier de BUTY n'a été mis en évidence dans mon étude, ce qui contraste avec certaines espèces d'oiseaux migrateurs chez qui l'on observe une baisse du

niveau de BUTY au cours de la journée, reflétant la sortie du jeûne nocturne (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Jenni & Jenni-Eiermann, 1996). Jenni et Jenni-Eiermann (1996) ont observé une chute rapide du niveau de BUTY dans les 2 à 4 premières heures suivant le lever du soleil chez le rouge-gorge et la paruline des jardins. Chez la mésange à tête noire, par contre, il semble d'après mon étude que cette baisse du niveau de BUTY n'ait pas lieu, ou du moins pas au même moment. La mésange à tête noire fait face en hiver à des nuits plus froides que celles auxquelles est confrontée la majorité des oiseaux migrateurs pendant l'engraissement. Elle doit donc possiblement mobiliser une part plus importante de réserves pour sa thermorégulation nocturne comparativement aux espèces migratrices. Cette contrainte pourrait la conduire à une prise alimentaire débutant plus tôt le matin que ce qui est observable chez les espèces migratrices. Plusieurs modèles théoriques suggèrent en effet ce patron d'alimentation chez des petits passereaux résidents qui cachent de la nourriture comme la mésange à tête noire (Brodin, 2000; Pravosudov & Lucas, 2000; Brodin, 2007). On sait de plus que cette espèce peut être active dès les premières lueurs du jour (Kessel, 1976 ; observations personnelles), une période que nous n'avons pas échantillonnée. Cet accès précoce à la nourriture pourrait donc avoir entraîné une baisse rapide du niveau de BUTY avant le lever du soleil. C'est pourquoi je conseille, pour les études futures, de commencer les prélèvements sanguins avant le lever du soleil. Cela devrait permettre de capter la baisse du niveau de BUTY et ainsi de mettre en relation la qualité de l'habitat et des caches nocturnes avec les besoins énergétiques de thermorégulation.

VALIDATIONS NÉCESSAIRES

Mon étude a permis de déterminer le patron moyen de variation des niveaux de TRIG dans une population de mésanges à tête noire pendant le jour en hiver. La variation journalière de TRIG est relativement similaire à celle déjà observée chez certaines espèces d'oiseaux migrateurs lors de haltes migratoires (augmentation curviligne du niveau de TRIG; Jenni-Eiermann & Jenni, 1994, 1996; Jenni-Eiermann & Jenni, 1997). Les résultats suggèrent également que le taux de TRIG pourrait être relié au taux de gain de masse.

Cependant la relation entre ces variables reste à déterminer. Dans cette optique, cette première étape m'a permis de déterminer à quelle période échantillonner le sang pour les mesures de TRIG (en matinée). Il serait donc nécessaire à ce stade de tester si la relation positive entre le niveau de TRIG et le taux de gain de masse, observable chez les migrants (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994; Zajac et al. 2006; Williams et al., 2007) existe aussi chez une espèce résidente comme la mésange à tête noire. Pour ce faire, des individus en condition semi naturelle (volière extérieure) devraient être capturés plusieurs fois par jour de manière à avoir une mesure de leur gain de masse à mettre en relation avec les niveaux de métabolites obtenus grâce à des prises de sang. Parce que le niveau de TRIG est stable durant l'après midi, les prises de sang devraient être collectées au cours de la matinée, entre les premières lueurs du jour et midi.

Pour valider l'utilisation du BUTY comme marqueur de condition nutritionnelle chez des oiseaux capturés une seule fois, il serait tout d'abord nécessaire de confirmer le déclin curviligne rapide de BUTY dans les premières heures de lumière. Ensuite, une validation de l'effet de la perte de masse nocturne sur le niveau de BUTY mesuré le matin chez les oiseaux serait nécessaire. Pour ce faire, des mesures de masse au début et à la fin de la nuit sont nécessaires ainsi qu'une prise de sang qui devra être prise dès les premières lueurs du jour (on pourra utiliser le même échantillon que pour TRIG), au moment où les oiseaux commencent à être actifs. Cependant, il est possible que le niveau de BUTY soit relativement constant durant la journée, mais à concentration différente en fonction de la perte de masse subie par les individus durant la nuit. On pourra donc également comparer le taux de perte de masse nocturne avec le niveau de BUTY mesuré plus tard dans la journée.

Enfin, l'effet du site de capture sur le niveau de BUTY que j'ai décelé pourrait refléter plusieurs facteurs confondant que je n'ai pas pris en compte, comme la qualité isolante de la cache nocturne ou la susceptibilité individuelle à rentrer en hypothermie. Pour éclaircir ces questions, il serait pertinent de suivre une population par télémétrie au cours de l'hiver, de manière à trouver les caches nocturnes et évaluer leur valeur isolante. Des émetteurs

thermosensibles permettraient le suivi de l'hypothermie que nous pourrions relier à la condition des individus obtenue grâce à leur niveau de TRIG. Les prises de sang nécessaires pour quantifier le TRIG devraient être prélevées au même moment que la pose de l'émetteur. Les captures suivantes devraient se faire à la sortie de la cache, avant le lever du soleil, dès que les mésanges commencent à être actives. L'analyse de ces prises de sang permettrait de relier le niveau de BUTY à la qualité de la cache nocturne en considérant l'effet potentiellement confondant de l'hypothermie.

PERSPECTIVES D'AVENIR

Les métabolites sanguins que sont TRIG et BUTY sont des indices prometteurs ayant beaucoup d'applications potentielles au Québec ou dans les régions nordiques. Pour évaluer l'impact d'une perturbation anthropique, ces marqueurs de condition nutritionnelle pourraient s'avérer d'une grande utilité. On sait par exemple que les coupes forestières laissent des parcelles de forêts plus exposées aux vents et donc plus coûteuses en termes de thermorégulation pour les oiseaux (Dolby & Grubb, 1999; Doherty & Grubb, 2002). Les individus résidant dans ces parcelles subiraient donc de plus grandes contraintes environnementales que ceux qui vivent en milieux non exploités (Doherty and Grubb, 2000). Si ces perturbations allaient jusqu'à impacter le budget énergétique des individus, les marqueurs TRIG et BUTY pourraient permettre de déceler une différence de condition nutritionnelle potentielle entre ces deux groupes d'oiseaux. La mésange à tête noire est très répandue en Amérique du Nord. Cet oiseau pourrait alors potentiellement servir d'espèce indicatrice de la qualité d'habitat dans un contexte d'aménagement écosystémique. Si une réponse physiologique est observée chez la mésange à tête noire face à l'aménagement forestier, il est très probable que d'autres espèces moins répandues et plus vulnérables comme la mésange à tête brune (*Poecile hudsonica*) soient également touchées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTEAU, M. J., & AFTON, A. D. 2004. Nutrient reserves of lesser scaup (*Aythya affinis*) during spring migration in the Mississippi flyway : a test of the spring condition hypothesis. *The Auk*, **121**(3), 917–929.
- BAIRLEIN, F. 2002. How to get fat: nutritional mechanisms of seasonal fat accumulation in migratory songbirds. *Naturwissenschaften*, **89**(1), 1-10.
- VON BARTHELD, C. S. 1994. Functional morphology of the paratympanic organ in the middle ear of birds. *Brain behavior and evolution*, **44**(2), 61-73.
- BLEM, C. R. 1976. Patterns of lipid storage and utilization in birds. *American zoologist*, **16**(4), 671-684.
- BRITTINGHAM, M. C., & TEMPLE, S. A. 1988. Impacts of supplemental feeding on survival rates of black-capped chickadees. *Ecology*, **69**(3), 581–589.
- BRODIN, A. 2000. Why do hoarding birds gain fat in winter in the wrong way? Suggestions from a dynamic model. *Behavioral Ecology*, **11**(1), 27-39.
- BRODIN, A. 2007. Theoretical models of adaptive energy management in small wintering birds. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **362**(1486), 1857-1871.
- BUTTEMER, W. a. 1985. Energy relations of winter roost-site utilization by American goldfinches (*Carduelis tristis*). *Oecologia*, **68**(1), 126-132.
- CABANAC, M. 2010. Optimisation du comportement. Pages 109-124 dans *Place du comportement dans la physiologie*. M. Cabanac (Ed.). Publibook, Paris, 231p.

- CALDER, W. A. 1984. Environmental coupling. Dans *Size, function, and life history*. W. A. Calder (Ed.). Harvard University Press, Cambridge, 450p.
- CERASALE, D. J., & GUGLIELMO, C. G. 2006. Dietary effects on prediction of body mass changes in birds by plasma metabolites. *The Auk*, **123**(3), 836–846.
- CHAPLIN, S. B. 1974. Daily energetics of the black-capped chickadee, *Parus atricapillus*, in winter. *Journal of comparative physiology*, **330**, 321–330.
- COHEN, A. a, KLASING, K., & RICKLEFS, R. E. 2007. Measuring circulating antioxidants in wild birds. *Comparative biochemistry and physiology. Part B, Biochemistry & molecular biology*, **147**(1), 110–121.
- COOPER, S. J., & SONSTHAGEN, S. 2007. Heat production from foraging activity contributes to thermoregulation in black-capped chickadees. *The Condor*, **109**(2), 446–451.
- COOPER, S. J., & SWANSON, D. L. 1994. Seasonal acclimatization of thermoregulation in the black-capped chickadee. *The Condor*, **96**(3), 638–646.
- COSTANTINI, D. 2008. Oxidative stress in ecology and evolution: lessons from avian studies. *Ecology letters*, **11**(11), 1238–1251.
- CRESSWELL, W. 2003. Testing the mass-dependent predation hypothesis: in European blackbirds poor foragers have higher overwinter body reserves. *Animal Behaviour*, **65**(5), 1035–1044.
- CUERVO, J. J., MØLLER, A. P., & DE LOPE, F. 2006. Haematocrit is weakly related to condition in nestling barn swallows *Hirundo rustica*. *Ibis*, **149**(1), 128–134.
- DIETZ, M. W., JENNI-EIERMANN, S., & PIERSMA, T. 2009. The use of plasma metabolites to predict weekly body-mass change in red knots. *The Condor*, **111**(1), 88–99.

- DOHERTY, P. F., & GRUBB Jr, T. C. 2000. Habitat and landscape correlates of presence , density, and species richness of birds wintering in forest fragments in Ohio. *The Wilson Bulletin*, **112**(3), 388–394.
- DOHERTY, P. F., & GRUBB, T. C. 2002. Survivorship of permanent-resident birds in a fragmented forested landscape. *Ecology*, **83**(3), 844-857.
- DOLBY, A. S., & GRUBB, T. C. 1999. Effects of winter weather on horizontal and vertical use of isolated forest fragments by bark-foraging birds. *Condor*, **101**(2), 408–412.
- DOUCET, S. M. 2004. Achromatic plumage reflectance predicts reproductive success in male black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, **16**(1), 218-222.
- GOSLER, A. G. 1996. Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *The Journal of Animal Ecology*, **65**(1), 1-17.
- GREEN, A. J. 2001. Mass/Length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, **82**(5), 1473–1483.
- GRUBB, T. C. 1975. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *The Condor*, **77**(2), 175–182.
- GRUBB, T. C. 1977. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland: horizontal adjustments. *The Condor*, **79**(2), 271-274.
- GRUBB, T. C., & PRAVOSUDOV, V. V. 1994. Toward a general theory of energy management in wintering birds. *Journal of Avian Biology*, **25**(4), 255-260.
- GUGLIELMO, C. G., CERASALE, D. J., & ELDERMIRE, C. 2005. A field validation of plasma metabolite profiling to assess refueling performance of migratory birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, **78**(1), 116-125.
- GUGLIELMO, C. G., HAUNERLAND, N. H., HOCHACHKA, P. W., & WILLIAMS, T. D. 2002. Seasonal dynamics of flight muscle fatty acid binding protein and

- catabolic enzymes in a migratory shorebird. *American journal of physiology. Regulatory, integrative and comparative physiology*, **282**(5), 1405-1413.
- HAFTORN, S. 1972. Hypothermia of tits in the Arctic winter. *Ornis Scandinavica*, **3**(2), 153-166.
- HARRISON, X. a, BLOUNT, J. D., INGER, R., NORRIS, D. R., & BEARHOP, S. 2011. Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *The Journal of animal ecology*, **80**(1), 4-18.
- HATCH, M. I., & SMITH, R. J. 2010. Repeatability of hematocrits and body mass of Gray Catbirds. *Journal of Field Ornithology*, **81**(1), 64-70.
- HELMS, C. W., & DRURY, W. H. 1960. Winter and migratory weight and fat. Field studies on some north American buntings. *Bird-Banding*, **31**(1), 1-40.
- JENNI, L., & JENNI-EIERMANN, S. 1996. Metabolic responses to diurnal feeding patterns during the postbreeding, moulting and migratory periods in passerine birds. *Functional Ecology*, **10**(1), 73-80.
- JENNI-EIERMANN, S., & JENNI, L. 1994. Plasma metabolites levels predict individual body-mass changes in a small long-distance migrant. the Garden warbler. *The Auk*, **111**(4), 888-899.
- JENNI-EIERMANN, S., & JENNI, L. 1996. Metabolic differences between the postbreeding , moulting and migratory periods in feeding and fasting passerine birds. *Functional Ecology*, **10**(1), 62-72.
- JENNI-EIERMANN, S., & JENNI, L. 1997. Diurnal variation of metabolic responses to short-term fasting in passerine birds during the postbreeding, molting and migratory period. *Condor*, **99**(1), 113-122.
- JOHNSON, D. H., KRAPU, G. L., REINECKE, K. J., & JORDE, D. G. 1985. An evaluation of condition indices for birds. *The journal of wildlife management*, **49**(3), 569-575.

- KAISER, A. (1993). A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology*, **64**(2), 246-255.
- KARPOUZOS, H., HERNANDEZ, A. M., MACDOUGALL-SHACKLETON, E. A., & MACDOUGALL-SHACKLETON, S. A. 2005. Effects of day-length and food availability on food caching, mass and fat reserves in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*). *Physiology & behavior*, **84**(3), 465-469.
- KESSEL, B. 1976. Winter activity patterns of black-capped chickadees in interior alaska. *The Wilson Bulletin*, **88**(1), 36-61.
- KOOLMAN, J., & ROEHM, K-H. 2005. *Color Atlas of Biochemistry*. J. Koolman & K-H. Roehm (Eds.). Thieme, Stuttgart, 467p.
- Krams, I., Cirule, D., Suraka, V., Krama, T., Rantala, M. J., & Ramey, G. (2010). Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. *Functional Ecology*, **24**(1), 172-177.
- KREBS, C., & SINGLETON, G. 1993. Indexes of condition for small mammals. *Australian Journal of Zoology*, **41**(4), 317-323.
- KREMENTZ, D. G., & PENDLETON, G. W. 1990. Fat scoring: sources of variability. *The Condor*, **92**(2), 500-507.
- LEHIKOINEN, E. 1987. Seasonality of the daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scandinavica*, **18**(3), 216-226.
- LILLIENDAHL, K. 2002. Daily patterns of body mass gain in four species of small wintering birds. *Journal of Avian Biology*, **33**(3), 212-218.
- LUCAS, J. R., FREEBERG, T. M., EGBERT, J., & SCHWABL, H. 2006. Fecal corticosterone, body mass, and caching rates of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*) from disturbed and undisturbed sites. *Hormones and behavior*, **49**(5), 634-643.

- MALDONADO, K. E., CAVIERES, G., VELOSO, C., CANALS, M., & SABAT, P. 2009. Physiological responses in rufous-collared sparrows to thermal acclimation and seasonal acclimatization. *Journal of comparative physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology*, **179**(3), 335-343.
- MANDIN, C., & VÉZINA, F. 2011. Daily variation in markers of nutritional condition and effect of short-term climate fluctuations in wintering black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*). *Ibis*. Soumis.
- MAXWELL, M. H. 1993. Avian blood leucocyte responses to stress. *World's Poultry Science Journal*, **49**(1), 34-43.
- MAYER, L., LUSTICK, S. I., & BATTERSBY, B. 1982. The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina chickadee. *International Journal of Biometeorology*, **26**(3), 231-238.
- MCGUIRE, L. P., FENTON, M. B., FAURE, P. a, & GUGLIELMO, C. G. 2009. Determining feeding state and rate of mass change in insectivorous bats using plasma metabolite analysis. *Physiological and Biochemical Zoology*, **82**(6), 812-818.
- MCKECHNIE, A. E., & SWANSON, D. L. 2010. Sources and significance of variation in basal, summit and maximal metabolic rates in birds. *Current Zoology*, **56**(6), 741-758.
- NEESER, J. A., & VON BARTHELD, C. S. 2002. Comparative anatomy of the paratympanic organ (Vitali organ) in the middle ear of birds and non-avian vertebrates: focus on alligators , parakeets and armadillos. *Brain, Behaviour and Evolution*, **60**, 65-79.
- NETO, J. M., & GOSLER, A. G. 2009. Variation in body condition of breeding Savi's Warblers *Locustella luscinioides*: the reproductive stress and flight adaptation hypothesis revisited. *Journal of Ornithology*, **151**(1), 201-210.

- NEWTON, S. F. 1993. Body condition of a small passerine bird: ultrasonic assessment and significance in overwinter survival. *Journal of Zoology*, **229**(4), 561-580.
- NORRIS, D. R. 2005. Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos*, **109**(1), 178-186.
- NORRIS, D. R., & MARRA, P. P. 2007. Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor*, **109**(3), 535-547.
- ODUM, E. P. 1942. Annual cycle of the black-capped chickadee: 3. *The Auk*, **59**(4), 499-531.
- OLSON, J. R., & GRUBB, T. C. 2007. Winter adaptations in chickadees and titmice and the added effect of habitat fragmentation. Pages 263-275 Dans *Ecology and Behaviour of Chickadees and Titmice*. K. A. Otter (Ed.), Oxford University Press, Oxford, 319p.
- OLSON, J. R., COOPER, S. J., SWANSON, D. L., BRAUN, M. J., & WILLIAMS, J. B. 2010. The relationship of metabolic performance and distribution in black-capped and Carolina chickadees. *Physiological and Biochemical Zoology*, **83**(2), 263-275.
- OTTERSEN, G., PLANQUE, B., BELGRANO, A., POST, E., REID, P., & STENSETH, N. 2001. Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, **128**(1), 1-14.
- OWEN, J. C., SOGGE, M. K., & KERN, M. D. 2005. Habitat and sex differences in physiological condition of breeding southwestern willow flycatchers. *The Auk*, **122**(4), 1261-1270.
- PEIG, J., & GREEN, A. J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, **118**(12), 1883-1891.
- PIERSMA, T. 2002. Energetic bottlenecks and other design constraints in avian annual cycles. *Integrative and Comparative Biology*, **42**(1), 51-67.

- PIERSMA, T., & VANGLIS, J. A. 2010. *The flexible phenotype: A Body-Centred Integration of Ecology, Physiology, and Behaviour*. T. Piersma & J.A. Vanglis (Eds.). Oxford University Press, Oxford, 248p.
- PRAVOSUDOV, V. V., & LUCAS, J. R. 2000. The costs of being cool: a dynamic model of nocturnal hypothermia by small food-caching birds in winter. *Journal of Avian Biology*, **31**, 463-472.
- PRAVOSUDOV, V. V., & LUCAS, J. R. 2001. Daily patterns of energy storage in food-caching birds under variable daily predation risk: a dynamic state variable model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**(3), 239-250.
- RICKLEFS, R. E. 1991. Structures and transformations of life Histories. *Functional Ecology*, **5**(2), 174-183.
- SALEWSKI, V., KÉRY, M., HERREMANS, M., LIECHTI, F., & JENNI, L. 2009. Estimating fat and protein fuel from fat and muscle scores in passerines. *Ibis*, **151**(4), 640-653.
- SCHAMBER, J. L., ESLER, D., & FLINT, P. L. 2009. Evaluating the validity of using unverified indices of body condition. *Journal of Avian Biology*, **40**(1), 49-56.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 2007. Temperature regulation. Pages 241-297 Dans *Animal physiology: adaptation and environment*. K. Schmidt-Nielson (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 607p.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A. I., MILLAR, J. S., & HICKLING, G. J. 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology*, **79**(6), 1021-1029.
- SCOTT, I., MITCHELL, P. I., & EVANS, P. R. 1996. How does variation body composition affect the basal metabolic rates of birds of birds? *Functional Ecology*, **10**(3), 307-313.
- SEAMAN, D. A. A., GUGLIELMO, C. G., & ELNER, R. 2006. Landscape-scale physiology: Site differences in refueling rates indicated by plasma metabolite analysis in free-living migratory sandpipers. *The Auk*, **123**(2), 563-574.

- SEAMAN, D. A. A., GUGLIELMO, C. G., & WILLIAMS, T. D. 2005. Effects of physiological state, mass change and diet on plasma metabolite profiles in the western sandpiper *Calidris mauri*. *The Journal of experimental biology*, **208**(4), 761-769.
- SHAMOUN-BARANES, J., VAN LOON, E., VAN GASTEREN, H., VAN BELLE, J., BOUTEN, W., & BUURMA, L. 2006. A Comparative Analysis of the Influence of Weather on the Flight Altitudes of Birds. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **87**(1), 47-61.
- SHARBAUGH, S. M. 2001. Seasonal acclimatization to extreme climatic conditions by black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*) in interior Alaska (64 degrees N). *Physiological and Biochemical Zoology*, **74**(4), 568-575.
- SIBLEY, D. A. 2006. *Le guide Sibley des oiseaux de l'est de l'Amerique du Nord*. D. A. Sibley (Ed.). Michel Quintin, Waterloo, 431p.
- SMITH, S. M. 1997. *Black-capped chickadee*. S.M. Smith (Ed.). Stackpole Books, Mechanicsburg, 90p.
- SMITH, S., & MCWILLIAMS, S. R. 2010. Patterns of fuel use and storage in migrating passerines in relation to fruit resources at autumn stopover sites. *The Auk*, **127**(1), 108-118.
- SPENGLER, T. J., LEBERG, P. L., & BARROW, W. C. 1995. Comparison of condition indices in migratory passerines at a stopover site in coastal Louisiana. *The Condor*, **97**(2), 438-444.
- STRONG, A. M., & SHERRY, T. W. 2000. Habitat-specific effects of food abundance on the condition of ovenbirds wintering in Jamaica. *Journal of Animal Ecology*, **69**(5), 883-895.
- SWANSON, D. L., & GARLAND, T. 2009. The evolution of high summit metabolism and cold tolerance in birds and its impact on present-day distributions. *Evolution: international journal of organic evolution*, **63**(1), 184-194.

- SWANSON, D. L., & OLMSTEAD, K. L. 1999. Evidence for a proximate influence of winter temperature on metabolism in passerine birds. *Physiological and biochemical zoology*, **72**(5), 566-575.
- SWANSON, D. L., & THOMAS, N. E. 2007. The relationship of plasma indicators of lipid metabolism and muscle damage to overnight temperature in winter-acclimatized small birds. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, **146**(1), 87-94.
- TURCOTTE, Y., & DESROCHERS, A. 2008. Forest fragmentation and body condition in wintering black-capped chickadees. *Canadian Journal of Zoology*, **86**(6), 572-581.
- VÉZINA, F., CHARLEBOIS, D., & THOMAS, D. W. 2001. An automated system for the measurement of mass and identification of birds at perches. *Journal of Field Ornithology*, **72**(2), 211-220.
- WILLIAMS, T. D., GUGLIELMO, C. G., EGELER, O., & MARTYNIUK, C. J. 1999. Plasma lipid metabolites provide information on mass change over several days in captive Western Sandpipers. *The Auk*, **116**(4), 994-1000.
- WILLIAMS, T. D., WARNOCK, N., TAKEKAWA, J. Y., & BISHOP, M. A. 2007. Flyway-scale variation in plasma triglyceride levels as an index of refueling rate in spring-migrating western sandpipers (*Calidris Mauri*). *The Auk*, **124**(3), 886-897.
- WILSON, W. H. 2001. The effect of supplemental feeding on wintering black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*) in central maine: population and individual responses. *The Wilson Bulletin*, **113**(1), 65-72.
- WOLF, B. O., WOODEN, K. M., & WALSBERG, G. E. 2000. Effects of complex radiative and convective environments on the thermal biology of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *The Journal of experimental biology*, **203**(4), 803-811.

- YEZERINAC, S. M., LOUGHEED, S. C., & HANDFORD, P. 1992. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. *Systematic Biology*, **41**(4), 471.
- ZAJAC, R. M., CERASALE, D. J., & GUGLIELMO, C. G. 2006. The rapid response of plasma metabolites to changes in feeding rate in a small passerine *Wilsonia pusilla*. *Journal of Avian Biology*, **37**(4), 405-408.

